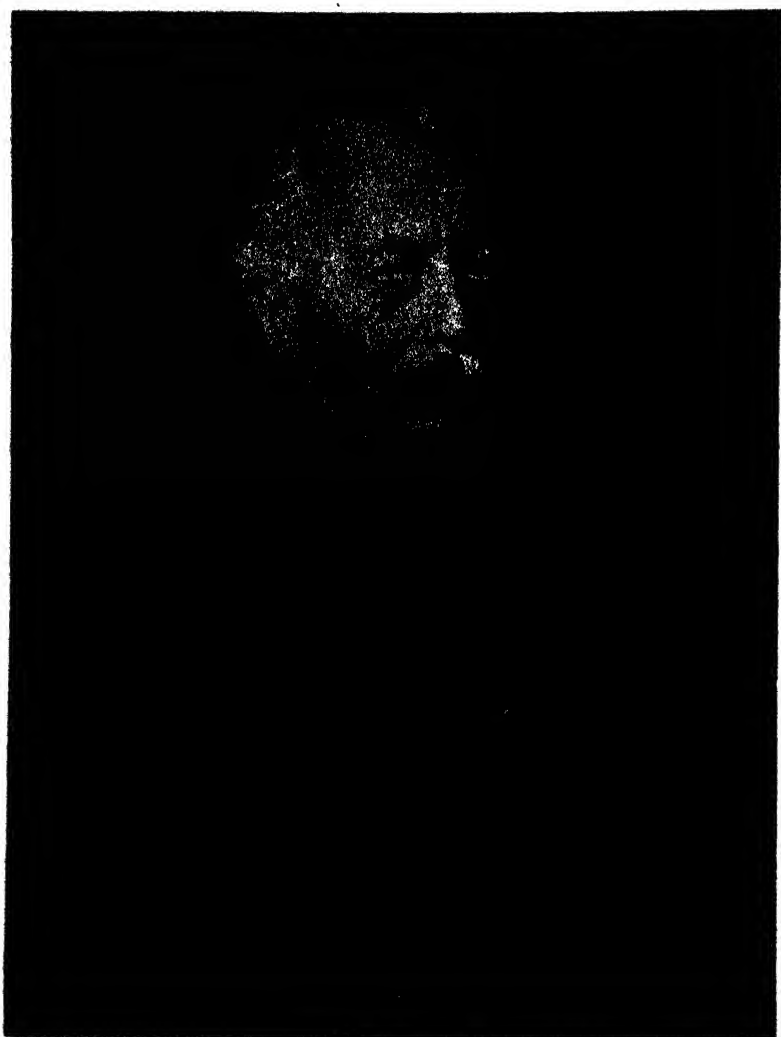




HEREDITAS





W. Bateson

*W. BATESON, Honorary Member of the Mendelian Society  
In memoriam*

# HEREDITAS

## GENETISKT ARKIV

---

---

UTGIVET AV MENDELSKA SÄLLSKAPET I LUND

REDAKTÖR: ROBERT LARSSON



3827  
1 101010 110101 110101 110101  
IARI

BAND VII

1925 26

---

LUND 1926, BERLINGSKA BOKTRYCKERIET

**UTGIVNINGSDAGAR 1925—26:**

*1:sta häftet, pag. 1—144, den 2 november 1925,*

*2:dra » » 145—232, » 1 februari 1926,*

*3:dje » » 233—356, » 5 maj 1926.*

## INNEHÅLL.

BAASHUUS-JESSEN, J., Consequences of Mendelism on the Problems of In-Breeding in Live-stock .. . . . . .	189
BONNIER, GERT, Note on the so-called Vermilion-Duplication . . . . .	229
CHRISTIE, W. und WRIEDT, CHR., Zur Vererbung in der Gattung <i>Camelina</i> . Eine Antwort.....	355
KRISTOFFERSON, KARL B., Species Crossings in <i>Malva</i> .. . . . . .	233
MOËN, FRIDTJOF, Die Bedeutung der Tonhöhenunterschiedsempfindlichkeit für die Musikalität und ihr Verhalten bei der Vererbung .....	161
MOËN, JON ALFRED, Zur Erbanalyse der musikalischen Begabung.. . . .	109
MÜNTZING, A., Ein Art-Bastard in der Gattung <i>Lamium</i> .. . . . . .	215
NILSSON-LEISSNER, GUNNAR, Beiträge zur Genetik von <i>Triticum Spelta</i> und <i>Triticum vulgare</i> , I. (With a summary in English.) .. . . . . .	1
RIBBING, L., Sur la persistance d'un type crânien depuis l'âge de pierre jusqu'à nos jours dans une contrée suédoise .. . . . . .	145
SYLÉN, NILS, Einige Spaltungszahlen bei Kreuzungen zwischen blau- und weissblühenden Varietäten von <i>Linum usitatissimum</i> .. . . . . .	75
TEDIN, HANS and OLOF, Contributions to the Genetics of <i>Pisum</i> . IV: Leaf Axil Colour and Grey Spotting on the Leaves .. . . . . .	102
, Contributions to the Genetics of Barley. I: Type of Spike, Nakedness and Height of Plant... .. . . .	151
TEBBES, KLAAS, Die Zeichnung der Samenschale von <i>Phaseolus multiflorus</i> .. . . . . .	129

# CORRIGENDA.

	for	read
Pag. 261	line 3 pro 15 becomes 13,97 : 2,03	pro 16 becomes 14,74 : 1,26
» » » 4	D = 1,03 and D/m <sub>(K)</sub> = 4,64	D = 0,26 and D/m <sub>(K)</sub> = 1,17
» 262 » 6	12,47 : 3,53; m <sub>(K)</sub> = 0,203 and D/m <sub>(K)</sub> = 12,45	14,59 : 1,41; m <sub>(K)</sub> = 2,03 and D/m <sub>(K)</sub> = 2,02
» 263	table 11 in Constantly raised for 29	30
» 280 » 22 »	class 15 -20 for 25	15
» 282 » 23 »	no. 114 for 37	57
» 288 » 28 »	class 12- 13 for 14	17
» 289 » 30 »	Total number of F <sub>3</sub> -lines for 40	41
» 291 » 32 »	no. 261 for 25,5	22,5
» 295 » 35 » »	413, class A for ---	6
» » » » »	386 for 8	18
» 309	lines 19 and 20 56; 2,96 : 1,04 and D/m <sub>(K)</sub> = 0,08	60; 2,90 : 1,10 and D/m <sub>(K)</sub> = 0,85
» 311	table 45 in classes 213 and total for 6 and 14	16 and 24
» 328	line 7 3,11 ± 0,129 and D/m <sub>(D)</sub> = 24,19	4,11 ± 0,129 and D/m <sub>(D)</sub> = 31,9
» 332 » 19	( <i>neglecta</i> × <i>silvestris</i> )	( <i>neglecta</i> × <i>crispa</i> )
» 349 » 22	<i>M. pusilla</i> is passed over.	

# BEITRÄGE ZUR GENETIK VON TRITICUM SPELTA UND TRITICUM VULGARE, I

VON GUNNAR NILSSON-LEISSNER

SVERIGES UTSÄDESFÖRENING, SVALÖF

(With a summary in English)

**D**IE beiden Kreuzungen, mit welchen ich mich in der vorliegenden Abhandlung hauptsächlich beschäftige, sind 1919 in Svalöf ausgeführt.  $F_1$  der einen, Sammtweizen (0700)  $\times$  Winterspelz, wurde 1920 in Svalöf angebaut;  $F_2$  habe ich im Herbst desselben Jahres bei der Deutsch-Schwedischen Saatzuchtanstalt, Derenburg a/H, Deutschland, ausgesät und im folgenden Jahre untersucht.  $F_3$  winterete wegen schlechter Bodenverhältnisse grösstenteils aus und ein Versuch, im Hause eine neue solche Generation aufzuziehen, ist auch schlecht geraten, da die Keimkraft der ausgesäten Samen sehr gering war. 1924 ist aber wieder in Svalöf eine  $F_3$ -Generation grossgezogen worden. Die andere Kreuzung ist zwischen Panzerweizen II und Sommerspelz ausgeführt.  $F_1$  bis  $F_4$  sind in Svalöf in den Jahren 1920, 1921, 1923 und 1924 gewachsen.

## KREUZUNG SCHWEDISCHER SAMMTWEIZEN (0700) $\times$ WINTERSPELZ.

(Winterweizenserie, Fig. 1.)

*Schwedischer Sammtweizen (0700), Triticum vulgare.* Dünne, locker anschliessende, oben mehr oder weniger zugespitzte Hüllspelzen mit wenig hervortretenden Nerven. Rachis zähe. Ährchen mit mehreren Samen. Ähre mittellocker. Ährchenabstand  $3,97 \pm 0,010$  mm, oben nicht verdichtet. Unbegrannt. Hüllspelzen stark behaart, nicht farbig. Winterweizen.

*Winterspelz, Triticum Spelta.* Dicke, dicht anschliessende, oben quer-stumpfe Hüllspelzen mit deutlich hervortretenden Nerven. Rachis brüchig. Ährchen mit zwei bis drei Samen. Ähre locker. Ährchenabstand  $6,25 \pm 0,011$  mm, oben nicht verdichtet. Begrannt. Hüllspelzen glatt, nicht farbig. Winterweizen.

*F*<sub>1</sub>. Hüllspelzen etwas dünner und lockerer anschliessend als bei *Spelta*, oben quer-stumpf und mit hervortretenden Nerven. Rachis nicht ganz so brüchig wie bei *Spelta*. Ähre etwas dichter als diejenige

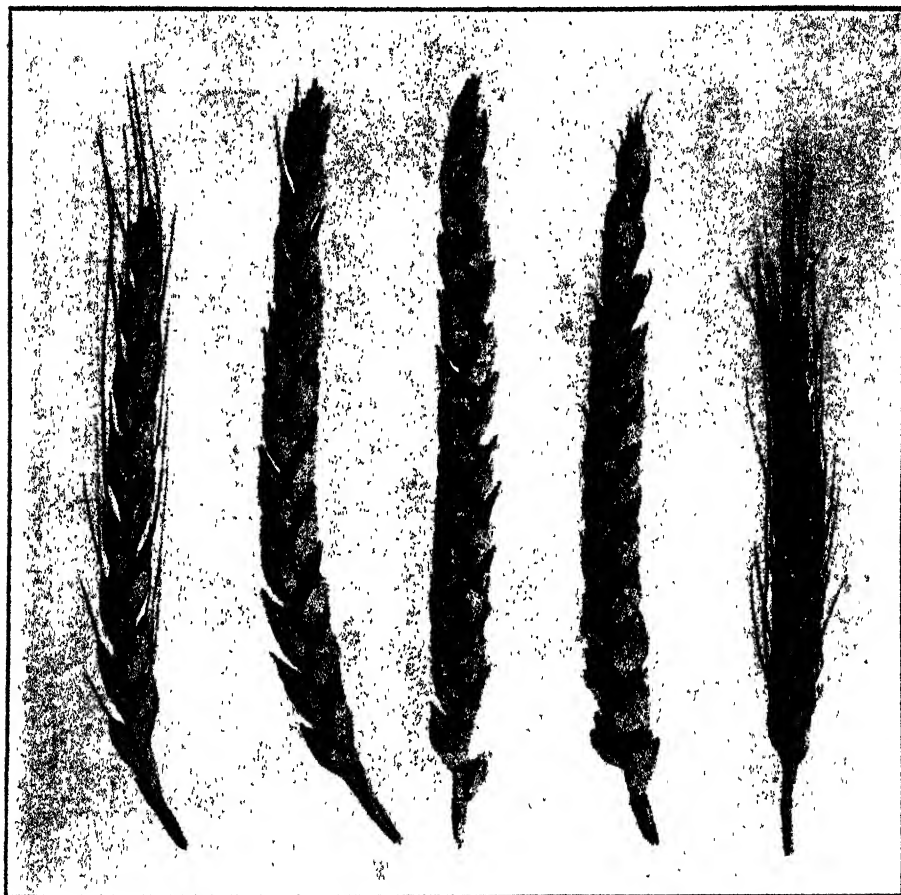


Fig. 1. Von links: Ähre von begranntem Winterspelz, *F*<sub>1</sub> der Kreuzung Winterspelz × Sammtweizen (0700), Sammtweizen (0700), Speltoidheterozygote und Speltoidhomozygote aus Sammtweizen (0700).

*Speltas*, Ährchenabstand  $5,21 \pm 0,013$  mm, oben nicht verdichtet. Unbegrannt. Hüllspelzen behaart, nicht farbig. Winterweizen.

## KREUZUNG PANZERWEIZEN II × SOMMERSPELZ.

(Sommerweizenserie, Fig. 2.)

*Panzerweizen II*, *Triticum vulgare*. Dünne, locker anschliessende, oben mehr oder weniger zugespitzte Hüllspelzen mit wenig hervortre-

tenden Nerven. Rachis zähe. Ährchen mit mehreren Samen. Ähre mitteldicht, Ährchenabstand  $3,25 \pm 0,013$  mm, oben wenig verdichtet. Unbegrannt. Hüllspelzen glatt, nicht farbig. Winterweizen.

*Sommerspelz, Triticum Spelta.* Dicke, dicht anschliessende, oben quer-stumpfe Hüllspelzen mit deutlich hervortretenden Nerven. Rachis



Fig. 2. Von links: Ähre von begranntem Sommerspelz,  $F_1$  der Kreuzung Sommerspelz  $\times$  Panzerweizen II und Panzerweizen II.

brüchig. Ährchen mit zwei bis drei Samen. Ähre locker, Ährchenabstand  $5,19 \pm 0,016$  mm, oben nicht verdichtet. Begrannt. Hüllspelzen behaart, schwarz. Sommerweizen.

$F_1$ . Im Grossen und Ganzen gleich  $F_1$  der vorherigen Kreuzung. Ährchenabstand  $5,00 \pm 0,017$  mm. Unbegrannt. Hüllspelzen schwarz, behaart. Sommerweizen.



In der Sommerweizenserie wurden zur Analyse nur die Sommerweizenpflanzen verwendet. Die Winterweizenindividuen haben gewöhnlich, da sie im Frühjahr gesät wurden, keine Ähren getragen. Weiteres hierüber S. 54.

Da die beiden Kreuzungsserien in den meisten Hinsichten einander ähnliche Resultate ergeben haben, werden sie unten in den betreffenden Abteilungen gemeinsam behandelt.

## DIE SPELZMERKMALE.

Die Spelzmerkmale sind: Bruchige Rachis, 2—3-samige Ährchen, dicke, oben quer-stumpfe, dicht anschliessende Hüllspelzen mit deutlich hervortretenden Nerven. Ausserdem sind alle Samen, die innerhalb der Hüllspelzen mit Spelzmerkmalen ihren Platz haben, lang, schmal und mit einer weiten, tiefen Furche versehen. Auf der Rückseite findet man immer Abdrücke der Nerven der äusseren Deckspelze. Die Stärke dieser Abdrücke kann schwanken, ist aber teilweise davon abhängig, wie dicht die Hüllspelzen anschliessen. In den ausgespaltenen, mehr oder weniger ausgeprägten *Spelta*-Typen kann hierdurch bei gleichmässiger Entwicklung und Reife »the degree of spelting« approximativ berechnet werden. (Ich benutze hier diesen englischen Ausdruck, da es keinen anderen gibt, der zugleich einigermaßen kurz ist und doch diesen Begriff deckt.) Im allgemeinen findet man wenigstens vom Mittelnerv einen deutlichen Abdruck, oft kann man aber auch von den anderen Nerven solche erhalten. So verhält es sich in der Regel bei reinem *Spelta*. Das Aussehen des Samens ist ja auch in anderen Hinsichten von der Mutterpflanze abhängig, wie schon ENGLEDOW (1920) festgestellt hat. Die Spelzmerkmale sind schliesslich noch mit einem relativ grösseren Ährchenabstand verbunden, worüber unten Weiteres mitgeteilt wird.

In der Regel scheint es, als ob alle diese Merkmale gemeinsam vererbt werden, und also den Anschein erwecken, als ob sie sämtlich von einem einzigen genetischen Faktor oder wenigstens einem sehr stark gekoppelten Faktorenkomplex abhängig seien. Wenn alle modifizierenden Faktoren entfernt sind, scheint dieser rezessiv zu sein, weshalb ich ihn hier nach der üblichen Sitte mit dem kleinen Buchstaben, *s*, bezeichne. Wird nun die Wirkung dieses *s*-Faktors in der Plus- oder Minus-Richtung von anderen Faktoren modifiziert, werden auch alle Spelzmerkmale in derselben Richtung und ungefähr ebenso stark verändert. In einem Falle habe ich aber eine Abweichung von dieser

allgemeinen Regel gefunden. Die Form der Hüllspelzenspitzen (spitzig oder quer-stumpf) kann nämlich unabhängig von der Variation der anderen Spelzmerkmale in ziemlich hohem Grade wechseln. (Fig. 3.) Es gibt gewisse Landweizensorten (*vulgare*), die fast ebenso quer-stumpfe Hüllspelzen wie *Spelta* haben, nur hat diese immer einen deutlicheren Zacken am Ende des Kiels als jene. Ich habe noch nicht Gelegenheit gehabt diese Sache näher zu untersuchen, weshalb eine eingehendere Diskussion bis auf weiteres verschoben werden muss. Diese Erscheinung deutet doch immer auf eine Möglichkeit, den *Spelta*-Komplex in mehrere selbständige Faktoren aufspalten zu können; ebenso die Tatsache, dass LOVE und CRAIG (1919) in einer Kreuzungsnachkommenschaft von *Tr. vulgare*  $\times$  *Tr. durum* in der zweiten Generation eine Spaltung spitzige — quer-stumpfe Hüllspelzen im Verhältnis 3 : 1 bekommen haben.

Schon ziemlich viele Verfasser haben die Spaltungen der Spelz-



Fig. 3. Von links: Hüllspelze von begranntem Sommerspelz,  $F_1$  der Kreuzung Sommerspelz  $\times$  Sammtweizen (0700), Sammtweizen (0700), Panzerweizen II und von drei aus der Kreuzung Sommerspelz  $\times$  Panzerweizen II ausgespaltenen *vulgare*-Formen: 2 aus der Nr. 153 - 1924 und 1 aus der Nr. 83 1924.

merkmale in Kreuzungen zwischen *Tr. Spelta* und *vulgare* untersucht. Die Angaben in früherer Literatur sind aber alle mehr oder weniger unvollständig und erst in den letzten 10 bis 15 Jahren sind ausführlichere Berichte publiziert worden, von welchen vor allem diejenigen von MALINOWSKI (1914, 1916, 1918), MAYER GMELIN (1917), LEIGHTY und BOSHNAKIAN (1921), BOSHNAKIAN (1923), KAJANUS (1923 a und b) und LATHOUWERS (1920, 1924) zu nennen sind. Im allgemeinen sind diese Verfasser darüber einig, dass die Spaltung in *Spelta*- und *vulgare*-ähnliche Formen in  $F_2$  dieser Kreuzungen im Verhältnis 3 : 1 stattfindet, und auf einen dominierenden Faktor oder einen fest gekoppelten Faktorenkomplex, der die Spelzmerkmale hervorruft, zurückzuführen ist. Abweichungen hiervon haben aber LEIGHTY und BOSHNAKIAN (1921) in ein paar Fällen konstatiert, wo die Spaltung in  $F_2$  zusehends im Verhältnis 15 : 1 erfolgt, und müssen sie also da mit zwei Spelzfaktoren rechnen. Dieselben Verfasser haben auch noch bei der einfachen monohybriden Spaltung unzweideutig das Vorhandensein von Faktoren nachgewiesen, die die Wirkung des Spelzfaktors modifizieren.

Durch die Einteilung des  $F_2$ -Materials in 10 verschiedene Spelzklassen von ausgeprägtem *Spelta* bis reinem *vulgare* und die Untersuchung der Nachkommenschaften der Individuen dieser verschiedenen Klassen, haben sie nämlich in gewissen Fällen eine erbliche Verschiebung des »degree's of speling« nachweisen können. Auch KAJANUS berichtet in der Beschreibung seiner Kreuzung XIII (1923 a, S. 90—91) über Verschiedenheiten der Phänotypen der  $F_3$ -Nachkommenschaften von verschiedenen im Spelzfaktor heterozygotischen Individuen. LATHOUWERS pflichtet in dieser Sache zunächst LEIGHTY und BOSHNAKIAN bei und meint einen in *vulgare*-Richtung modifizierenden Faktor festgestellt zu haben. Auch den meisten anderen, die mit dieser Kreuzung gearbeitet haben, ist die grosse Vielförmigkeit der spelzähnlichen Gruppe der zweiten Generation aufgefallen, wenn sie auch keinen Versuch gemacht haben, diese Tatsache zu erklären.

Die Einwirkung des Spelzfaktors auf die Ährendichte und den Grad der Dickköpfigkeit der Ähren wurde besonders eingehend von BOSHNAKIAN (1922, 1923) und KAJANUS (1923 a und b) studiert. Meine Beobachtungen in bezug auf Ährendichte bestätigen in allen Hinsichten ihre Resultate und man kann jetzt wohl als sicher festgestellt betrachten, dass der Spelzfaktor selbst oder wenigstens ein mit diesem sehr fest gekoppelter Faktor eine direkte Verlängerung der Ährchenabstände bewirkt. Spelzindividuen sind also immer relativ lockerer ährig und haben weniger ausgesprochene Dickkopfähren als Individuen, die sich von jenen nur durch die Abwesenheit des Spelzfaktors unterscheiden.

Die erste Generation sowohl der Winter- als der Sommerweizenserie zeigte hinsichtlich der Spelzmerkmale ein intermediäres Aussehen, doch mit deutlicher Praeavalenz der *Spelta*-Charaktere. Die zweite Generation der Winterweizenserie gab eine sichere Spaltung in drei, *Spelta* und *Spelta*-ähnlichen zu eins, *vulgare* (402 : 133; berechnet 401,25 : 133,75;  $D$  0,75;  $m_k$  10,16;  $D/m_k$  0,075). In der Sommerweizenserie erhielt ich bei der Analyse ein Zahlenverhältnis, das sich mehr zehn *Spelta* und *Spelta*-ähnliche zu sechs *vulgare* näherte (106 : 65). In  $F_3$  wurde aber ersichtlich, dass ein Teil der als *vulgare* klassifizierten, äusserlich echten *vulgare* phänotypisch vollkommen gleichen  $F_2$ -Individuen doch *Spelta* und spelzähnliche Formen ausspalteten; zwei Pflanzen (Nr. 11 und 36—1921) waren in der Tat schwach spelzähnlich und gaben in der nächsten Generation ausschliesslich schwach

spelzähnliche Abkömmlinge. Diese beiden Gattungen mussten also von der *vulgare*-Gruppe ausgeschlossen und in die Gruppe der spelzähnlichen Pflanzen eingereiht werden. Nach dieser Korrektion brachte auch die  $F_2$  der Sommerweizenserie eine einleuchtendere 3 : 1-Spaltung (119 : 52; berechnet 128,25 : 42,75; D 9,25;  $m_k$  5,62; D/ $m_k$  1,633).

TABELLE 1. *Typenverteilung in einiger  $F_2$ -Parzellen der Sommerweizenserie.*

Nr. 1923	Phänotypisch		Erbanalytisch		
	<i>Spelta</i>	<i>vulgare</i>	<i>Spelta</i>	Heterozyg.	<i>vulgare</i>
12	8	13	5	11	5
25	6	27	Winterweizen		
28	24	13	13	17	7
30	9	27	11	16	9
42	39	23	13	32	18
44	16	10	8	12	6
52	16	17	8	17	8

Anfangs habe ich gedacht, dass die falsche Klassifikation in  $F_2$  von ungleichmässiger Reife oder anderen äusseren Modifikationen abhängig wäre, die einige der intermediären Pflanzen in *vulgare*-Richtung verändert hätten, so dass sie mit dem Auge nicht mehr von echtem *vulgare* unterschieden werden könnten. In der dritten Generation fiel es aber gleich auf, dass die Spaltungszahlen der hinsichtlich der Spelzeigenschaften spaltenden Parzellen sehr ungleichmässig waren und in vielen Fällen höchst wesentlich von dem erwarteten Zahlenverhältnis 3 : 1 abwichen. Zwar gab die Summe aller spaltenden  $F_2$ -Sippen ein Zahlenverhältnis, das einigermaßen mit dem Obengenannten im Einklang war (D/ $m_k$  1,472), die einzelnen Parzellen aber wiesen viel zu viele und grosse Abweichungen von den theoretischen Zahlen, sodass man doch nicht sagen konnte, dass eine befriedigende Übereinstimmung vorhanden wäre.

Wurden nun die spaltenden Familien nach dem Aussehen der  $F_2$ -Mutterpflanzen auf zwei Gruppen verteilt: eine Gruppe für Familien nach spelzähnlichen und intermediären und eine für die für reine *vulgare* gehaltenen aber doch spaltenden Mutterpflanzen, erschien die Sache gleich in anderem Lichte. Die erstgenannte Gruppe gab in der  $F_2$ -Spaltung teils Überschuss der einen, teils der anderen Kategorie, so wie man es normalerweise findet, die andere Gruppe aber gab durch-

wegs Überschuss von *vulgare*-Pflanzen, wie ja aus der Tabelle ersichtlich ist. (Tab. 1.) In zwei Parzellen (Nr. 25 und 30) fand ich sogar eine Spaltung, die mehr mit dem Zahlenverhältnis 1 : 3 als mit dem 3 : 1 übereinstimmt; in diesen Fällen also eine vollkommene Umstimmung der Dominanz. Es konnte folglich eine Wirkung eines oder mehrerer Faktoren konstatiert werden, die die ursprüngliche 3 : 1-Spaltung beeinflusste.

In  $F_4$  wurden nun die Spaltungsverhältnisse mehrerer dieser  $F_3$ -Familien näher studiert. Jede solche Familie schien noch in der nächsten Generation ihre Eigentümlichkeiten hauptsächlich beibehalten zu haben. Nr. 30—1923 (siehe Tab. 16 und Fig. 10) hatte ich voriges Jahr glatt in drei distinkte und wohl abgegrenzte Klassen aufteilen können, von diesen war eine (9 Pfl.) ein typischer *Spelta*, eine andere (11 Pfl.) ein ausgespaltener *vulgare*- und *compactum*-Typus und die dritte (16 Pfl.) ein mitteldichter und typischer *vulgare*, den ich doch im Verdacht hatte, bezüglich des Spelzfaktors heterozygotisch zu sein, da er scheinbar mit der Mutterpflanze in  $F_2$  (Nr. 30—1921) identisch war. Von dieser Familie hatte ich 1924 11 Parzellen (Nr. 130—140) und hier hat es sich auch herausgestellt, dass diejenigen, welche von den ersten und zweiten Klassen abstammten, wie schon vermutet war, konstante *Spelta*- resp. *vulgare*-Linien sind, während die dritte die Spaltung wiederholte. Ein anderes Beispiel ist Nr. 48—1923 (siehe Tab. 16 und Fig. 4 und 13). Diese Linie hatte ich bei der Klassifikation 1923 nur auf zwei Typen sicher verteilen können: *Spelta* (142 Pfl.) und *vulgare* (46 Pfl.), welch letzterer sehr lockere Ähren hatte.

Durch eine sorgfältige Untersuchung der Steifheit der Hüllspelzen in den am besten gereiften Ähren wurde es mir aber möglich, die Familie in  $F_4$  in allen drei Typen zu klassifizieren, *Spelta*, *vulgare* und Heterozygoten. Eine winzige, aber doch vielleicht nicht ganz belanglose Differenz der Ährendichte zwischen *Spelta*, mittlerer Ährchenabstand  $5,78 \pm 0,011$  mm, und den Heterozygoten, mittlerer Ährchenabstand  $5,45 \pm 0,010$  mm ( $D/m_{\text{diff}} = 2,200$ ) wurde auch gefunden. Eine nachherige Untersuchung des  $F_3$ -Materials hat gezeigt, dass dieses viel zu ungleichmässig gereift war, um in dieser Weise auf die drei Klassen verteilt werden zu können. Die in  $F_3$  ausgespaltenen *vulgare*-Individuen sind konstant gewesen, während die Spelzpflanzen zweierlei Sorten angehört haben, teils solche, die konstante Spelzbestände gaben, und teils solche, die die  $F_3$ -Spaltung wiederholten (Nr. 184—1924 25 *Spelta* : 41 Het. : 20 *vulgare*). Die Mutterpflanze dieser Parzelle war der  $F_2$ -Pflanze 48—1921 phänotypisch vollkommen gleich. (Fig. 13.)

Die beiden  $F_3$ -Familien, Nr. 30 und 48—1923, die scheinbar so ganz auseinandergehende Spaltungen ergeben haben (vergl. Fig. 4 und 10), sind also hinsichtlich des Spelzfaktors vollkommen gleichwertig gewesen. Ihr verschiedenartiges Verhalten muss von der Wirkung eines oder mehrerer anderer genetischen Faktoren abhängig sein.



Fig. 4.

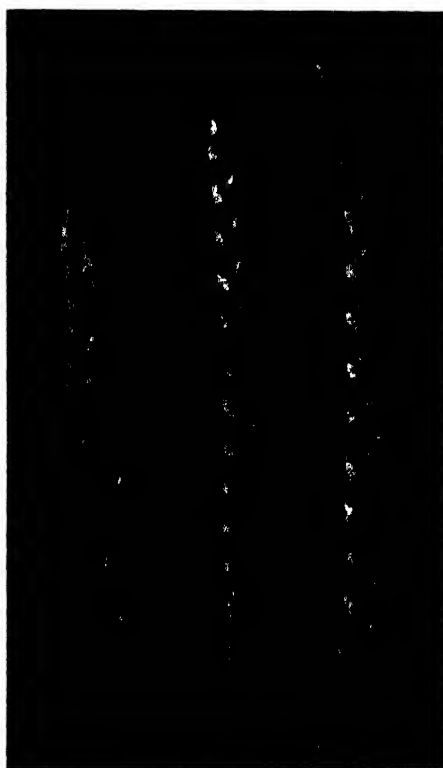


Fig. 5.

Fig. 4. Nr. 184 — 1924. Von links: *vulgare*, mittl. Ährchenabstand  $4,08 \pm 0,012$  mm, Heterozygote, mittl. Ährchenabstand  $5,45 \pm 0,010$  mm, und *Spelta*, mittl. Ährchenabstand  $5,78 \pm 0,011$  mm. — Fig. 5. Nr. 91 — 1924. Von links: *vulgare*, mittl. Ährchenabstand  $4,01 \pm 0,007$  mm, Heterozygote, mittl. Ährchenabstand  $4,75 \pm 0,009$  mm, und *Spelta*, mittl. Ährchenabstand  $5,17 \pm 0,011$  mm.

Äussere modifizierende Faktoren können natürlich hier nicht in Frage kommen, da die Verschiedenheiten sich unverändert in drei auf einander folgenden Generationen gehalten haben. Die vielleicht am meisten auffallende Verschiedenheit der beiden Familien ist die verschiedene Ährendichte der Heterozygoten- und *vulgare*-Gruppen. Nr. 132—1924: Het. Ährchenabstand  $3,95 \pm 0,012$  mm, *vulgare*  $2,25 \pm 0,009$  mm, Nr 184—

1924: Het.  $5,45 \pm 0,010$  mm, *vulgare*  $4,08 \pm 0,012$  mm. In der *Spelta*-Gruppe ist aber auch diese Verschiedenheit vorhanden, nur nicht so ausgeprägt. Nr. 132: Ährchenabstand  $4,83 \pm 0,015$  mm, Nr. 184:  $5,78 \pm 0,014$  mm. Dass diese Verschiedenheit am geringsten, 0,81, in der *Spelta*-, intermediär, 1,50, in der Heterozygoten- und am grössten, 1,83, in der *vulgare*-Gruppe ist, ist höchst wahrscheinlich der eigenen internodien-



Fig. 6.

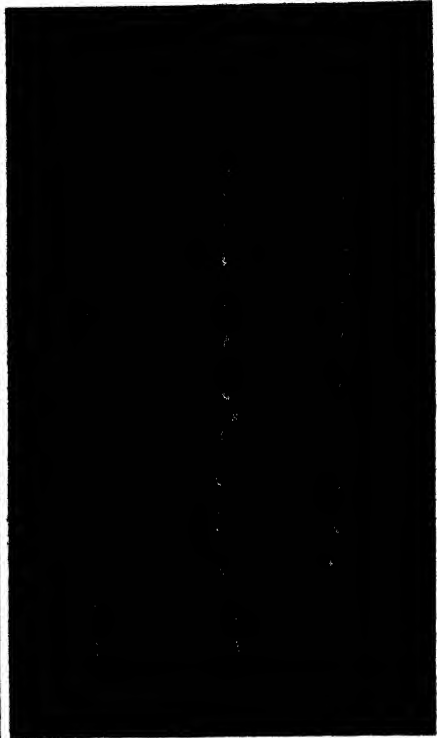


Fig. 7.

Fig. 6. Nr. 65 — 1924. Von links: *vulgare*, mittl. Ährchenabstand  $3,20 \pm 0,014$  mm, Heterozygote, mittl. Ährchenabstand  $4,33 \pm 0,013$  mm und *Spelta*, mittl. Ährchenabstand  $4,79 \pm 0,016$  mm. — Fig. 7. Nr. 83 — 1924. Von links: *vulgare*, mittl. Ährchenabstand  $2,97 \pm 0,021$  mm, Heterozygote, mittl. Ährchenabstand  $4,62 \pm 0,014$  mm und *Spelta*, mittl. Ährchenabstand  $5,01 \pm 0,019$  mm.

verlängernden Wirkung des Spelzfaktors zuzuschreiben, die oben erwähnt wurde.

Es scheint nämlich, als ob es eine gewisse obere Grenze der Internodienverlängerung gäbe, über welche hinaus eine weitere Verlängerung nicht möglich wäre, und je näher man dieser Grenze kommt, je geringeren phänotypischen Ausschlag geben die Ährenverlängerungs-

faktoren. Auch bezüglich der reinen Spelzmerkmale zeigen aber die beiden Heterozygoten bedeutende Verschiedenheiten. Die erste hat nämlich spitzige, hautartige, locker anschliessende Hüllspelzen mit einem kleinen Grübchen an der Basis des Kiels. (Dieses Merkmal des reinen *vulgare*-Weizens, das LEIGHTY und BOSHPAKIAN [1921] beim Unterscheiden der intermediären Formen von reinem *vulgare* verwen-

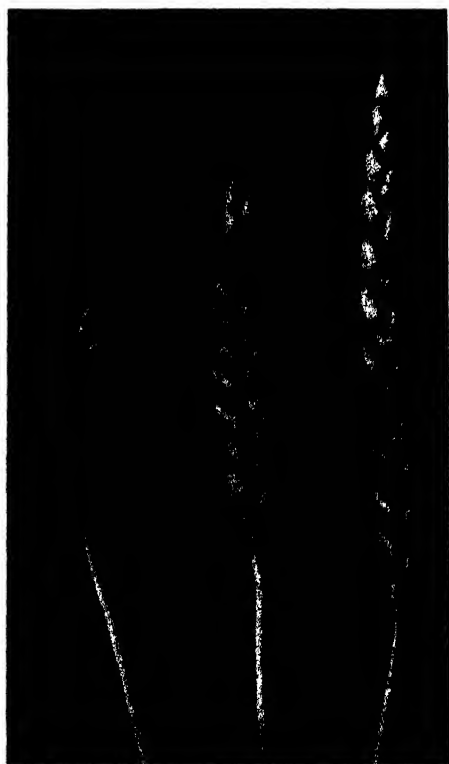


Fig. 8.

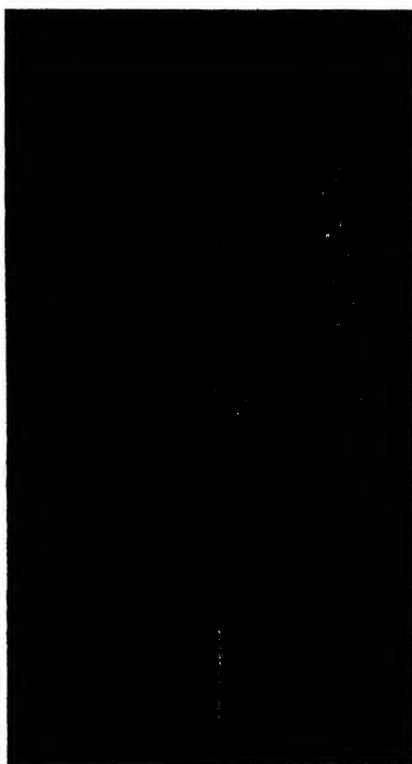


Fig. 9.

Fig. 8. Nr. 123 — 1924. Von links: *vulgare*, mittl. Ährchenabstand  $2,77 \pm 0,042$  mm, Heterozygote, mittl. Ährchenabstand  $3,78 \pm 0,009$  mm und *Spelta*, mittl. Ährchenabstand  $5,46 \pm 0,042$  mm. — Fig. 9. Nr. 54 — 1924. Von links: *vulgare*, mittl. Ährchenabstand  $2,62 \pm 0,009$  mm, Heterozygote, mittl. Ährchenabstand  $3,52 \pm 0,019$  mm, und *Spelta*, mittl. Ährchenabstand  $4,43 \pm 0,034$  mm.

den, ist also nicht stichhaltig.) Rachis ist fast ganz so oder ebenso zähe wie bei *vulgare*, die Samen sind dagegen etwas langgestreckter und haben eine weitere Furche als die *vulgare*-Samen. Die zweite ist dem Aussehen nach in fast allen Hinsichten dem *Spelta* vollkommen gleich und kann von der entsprechenden homozygotischen Spelzform (nicht von *allen* anderen!) nur durch ihre lockerer anschliessenden



Hüllspelzen und durch ihren unbedeutend grösseren mittleren Ährchenabstand unterschieden werden.

Es gibt also ausser den verschiedenen Graden der Prägnanz der Spelzmerkmale noch einen grossen Unterschied zwischen den beiden Stämmen und dieser ist die Ährendichte. Wäre es nun nicht möglich, dass jene von diesem abhängig sei, und dass also die grosse Vielförmigkeit der Kreuzungsnachkommenschaften von *Tr. Spelta-vulgare* durch Verschiedenheiten hinsichtlich der Ährenlängsfaktoren verursacht werden? Bei dem Verarbeiten meines Materials habe ich im allgemeinen eine gute Übereinstimmung mit dieser Theorie gefunden. Zwei Extrem-

TABELLE 2. Korrelationstabelle der Variation der sS-Heterozygoten in bezug auf Ährchenabstand und Spelzmerkmale.  $F_3 + F_4$  der Sommerweizenserie.

Spelzklassen	Ährchenabstandsklassen										Summe	Mittlerer Ährchenabstand
	3,25	3,50	3,75	4,00	4,25	4,50	4,75	5,00	5,25			
5	5	6	2	2	1	—	—	—		16	3,44	
4	1	5	4	3	4	4	—	1	—	23	3,83	
3	—	—	2	2	4	7	6	3		25	4,40	
2	—	—	1	2	2	2	1	1	1	11	4,40	
Summe	6	11	9	9	11	13	7	5	1	75		
Mittlere Klassenwert .....	4,83	4,55	3,78	3,56	3,36	3,15	2,86	3,00	2,00	3,00	—	

fälle habe ich ja schon herausgegriffen. Studiert man aber die Tab. 16 und die Fig. 4 bis 11 eingehender, fällt gleich die fast ausnahmslose Parallelität der beiden Merkmalsgruppen auf. Für die Heterozygoten ist in der Tabelle eine Kolumne eingeführt, in welcher der Grad des »degree's of spelling« veranschaulicht wird. 1 bedeutet reine *Spelta* oder eine Heterozygote, die mit dem Auge von reiner *Spelta* nicht zu unterscheiden ist, 5 reinen *vulgare* oder eine Heterozygote, die wiederum *vulgare* phänotypisch ganz gleich ist; 2—4 bezeichnen dazwischliegende Stufen. Diese Gradierung ist natürlich ohne Rücksicht auf die Ährendichte vorgenommen.

Noch besser wird die Korrelation zwischen der Länge der Ährchenabstände und der Variation der Spelzmerkmale aus der Tab. 2 ersicht-

lich. Hier sind Angaben der sS-Heterozygoten aller spaltenden  $F_3$ - und  $F_4$ -Linien der Sommerweizenserie zusammengestellt, in welchen diese Heterozygoten von allen anderen Pflanzen sicher abgeschieden werden konnten. Wie aus den mittleren Spelzklassenwerten der verschiedenen Internodienlängeklassen (unten) und aus den Mittelwerten

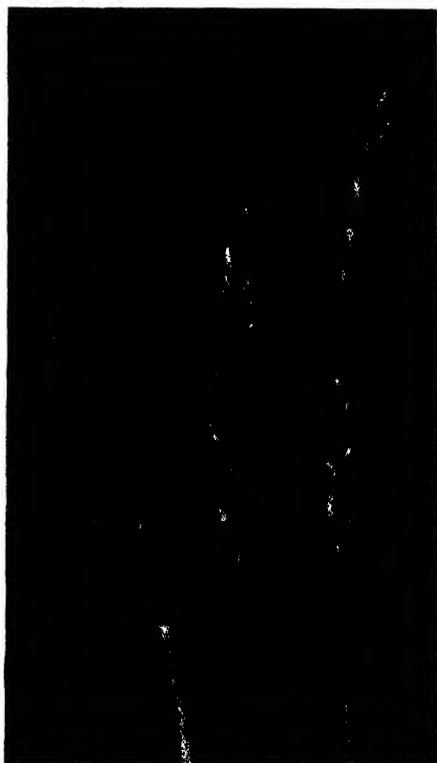


Fig. 10.



Fig. 11.

Fig. 10. Nr. 132 - 1924. Von links: *vulgare*, mittl. Ährchenabstand  $2,25 \pm 0,009$  mm, Heterozygote, mittl. Ährchenabstand  $3,95 \pm 0,012$  mm und *Spelta*, mittl. Ährchenabstand  $4,93 \pm 0,015$  mm. - Fig. 11. Nr. 60 - 1924. Von links: *vulgare*, mittl. Ährchenabstand  $2,13 \pm 0,002$  mm, Heterozygote, mittl. Ährchenabstand  $3,14 \pm 0,014$  mm und *Spelta*, mittl. Ährchenabstand  $5,37 \pm 0,043$  mm.

dieser Längeklassen in den verschiedenen Spelzklassen (rechts) hervor-  
geht, liegt eine deutliche Korrelation zwischen den beiden Variationen  
vor. Da nur 75 Linien in der Tabelle mitgenommen werden konnten,  
ist es gar nicht erstaunlich, dass es in den Klassen, die die geringsten  
Linienzahlen haben, Abweichungen von der Korrelation gibt. Hervor-  
zuheben ist noch, dass die Verteilung der Pflanzen auf die Spelzklassen

selbstverständlich, da hier nicht mit exakten Massen gearbeitet werden kann, immer mehr oder weniger subjektiv werden muss. Diese Tatsache hat natürlich auch mit zu den Ungleichmässigkeiten der Korrelationstabelle beigetragen.

Am besten müssen ja die Verschiedenheiten der Sippen betreffs der Zahl der Ährenlängefaktoren in den ausgespaltenen reinen *vulgare*-Individuen zum Vorschein kommen, wo die ährenverlängernde Wirkung des Spelzfaktors nicht das Bild trübt; dass dies zutrifft, ist ja auch aus der Tabelle ersichtlich. Es ist sehr wichtig, dass diese Verschiedenheiten der mittleren Ähreninternodienlängen bei den ausgespaltenen reinen *vulgare*- sowohl wie *Spelta*-Pflanzen konstatiert werden und dass diese mittleren Längen proportional mit den »degrees of speling» der Mutterheterozygoten sind. Wenn man nur den Grad der Spelzähnlichkeit und die mittlere Ähreninternodienlänge der Heterozygoten untersucht und die Parallelität dieser beiden Grössen unter den Heterozygoten festgestellt hätte, wäre dies ja nur eine nochmalige Bestätigung dessen gewesen, dass, wenn eine Veränderung eines der Spelzmerkmale vorliegt, immer eine entsprechende Veränderung sämtlicher anderer gefunden wird. Zu den Spelzmerkmalen muss ja, wie oben erwähnt, auch eine Verlängerung der Ähreninternodien gerechnet werden. Nach der jetzigen Lage der Dinge, ist aber wohl nicht zu bezweifeln, dass die Ährenlängefaktoren eine grosse und oft ganz ausschlaggebende Rolle für die Ausbildung der Spelzmerkmale der Heterozygoten spielen.

Die abweichenden Spaltungszahlen der  $F_3$  waren offenbar dadurch verursacht, dass die  $F_2$ -Heterozygoten, wovon die fraglichen Linien abstammten, in ihrer genotypischen Konstitution relativ viele Ährenlängefaktoren hatten. In gewissen Fällen (Nr. 25 und 30), wo die Spaltung 1 spelzähnliche : 3 *vulgare*-ähnliche ergeben hat, ist die betreffende Pflanze mit Bezug auf diese Faktoren homozygotisch gewesen; in anderen Fällen ist auch eine Spaltung der Ährenlängefaktoren erfolgt, in welcher die dichteren *sS*-Heterozygoten *vulgare*-Habitus bekommen haben und als solche klassifiziert worden sind. Bei der Prüfung in  $F_4$  hat sich dies herausgestellt (siehe Tab. 1).

In der Winterweizenserie (Tab. 17) ist, wie ja a priori erwartet werden konnte, die Variation der Spelzmerkmale der Heterozygoten viel geringer gewesen. *Spelta* wurde ja hier mit dem relativ lockerährigen Sammtweizen gekreuzt, weshalb höchst wahrscheinlich dichtährige Typen in dieser Serie seltener als in der anderen werden müssen. Die beiden Spelzsorten waren ja ungefähr gleich lockerährig. Die He-

terozygoten haben hier auch im allgemeinen die Spelzbezeichnungen 1 oder 2 und in seltenen Fällen 3 bekommen. Das untersuchte Material ist aber verhältnismässig klein. Ich bezweifle aber nicht, dass wenn ein grösseres Material studiert werden kann, auch in dieser Serie Heterozygotentypen mit den Bezeichnungen 4 und 5 erhalten werden können. Die Tabelle 17 widerspricht wenigstens nicht den Resultaten der Sommerweizenserie.

Nach der Theorie hat man ja auch einige konstante sehr »verschleierte« Spelztypen zu erwarten. Sie sollen solche Linien repräsentieren, die homozygotisch *ss* sind, aber nur wenige oder gar keine Ährenlängsfaktoren haben. Die Parzellen, die ich diese Konstitution zu haben vermute, sind in der Sommerweizenserie Nr. 11 und 34—1923, 35, 37, 40, 42, 43, 70, 81, 86, 141, 142, 142 a, 161, 181, 182—1924 (in der Tabelle unter *vulgare* eingetragen aber oben mit einem *s* bezeichnet) und in der Winterweizenserie Nr. 217, 220, 221, 223—1924. Beim ersten Anblick scheinen diese reine *vulgare*-Bestände zu sein, bei näherer Prüfung findet man aber, dass sie einige schwach ausgebildete Spelzmerkmale besitzen: oben ziemlich quer-stumpfe, verhältnismässig dicke und steife Hüllspelzen u. s. w.

Wie lässt sich nun diese Theorie mit den Ergebnissen anderer Verfasser in Einklang bringen? MALINOWSKI (1914) hat eigentlich nur die Ährendichte und die Breite der Ähren in einer Kreuzung *Spelta*—*vulgare* (Squarehead) untersucht und hat in  $F_2$  »4 du type *Spelta* : 8 du type du  $F_1$  : 3 du type Square head : 1 compactum« bekommen, ist aber den anderen Spelzmerkmalen nicht näher auf den Leib gerückt. Sein »type du  $F_1$ « oder »*vulgare*«, der meinem Heterozygotentypus entspricht, ist aber, wie auch aus Pl. 22 (op. cit.) ersichtlich, sehr vielförmig und er bemerkt auch auf Seite 412: »A l'intérieure de chacun de ces types on peut constater une assez grande diversité des formes dependant, probablement, dans une grande mesure de la constitution mendélienne des individus particuliers.« Weiter lässt er sich aber nicht auf die Frage ein, wie diese verschiedene »constitution mendélienne« geartet ist. Seite 416 schreibt er bezüglich der Heterozygoten (type du *vulgare*): »On est donc amené à admettre qu'entre le facteur déterminant les épis lâches (A) et celui qui détermine les épillets larges (C) il y a une répulsion et que ces deux facteurs n'entrent jamais ensemble dans la composition du même gamète. Le facteur C . . . détermine par cela même les glumes relativement aigues et bombées dans la partie inférieure.« Diese Beobachtung steht ja mit den meinigen in sehr gutem Einklang, wenn man nur davon absieht, dass

seine Faktorentheorie nicht stichhaltig ist. Dies wird aber später diskutiert.

LEIGHTY und BOSHNAKIAN (1921) sind aber eben mit der grossen Variation der Spelzmerkmale der intermediären Pflanzen in Kreuzungen *Spelta*—*vulgare* eingehend beschäftigt gewesen. Dass ihnen aber die Parallelität zwischen dieser und der Variation der Ährendichte nicht aufgefallen ist, beruht wohl zum grossen Teil darauf, dass sie recht viel mit ziemlich lockerährigen *vulgare*-Sorten als Elternsorten bei den Kreuzungen gearbeitet haben. (Siehe z. B. Plate 33 A.) Sie haben aber auch sowohl Dickkopf- wie *compactum*-Weizen zu den Kreuzungen benutzt. Ich werde mit ein paar Beispielen zeigen, wie die Verteilung ihres Materiales auf die verschiedenen Spelzklassen nach meiner Theorie erklärt werden kann, welche Verteilung in ihrem Aufsatz reichlich durch fast sämtliche Tabellen und Kurven illustriert wird. Beim Betrachten des Diagramms S. 349, das die Verteilung auf die verschiedenen 10 Spelzklassen in der  $F_2$  einiger Kreuzungen veranschaulicht, wird es ja recht verständlich, dass, da Turkey ein verhältnismässig lockerähriger Weizen ist (mittl. Ähreninternodienlänge nach BOSHNAKIAN [1923] etwa 4,3 mm), die Kurve der *Spelta*  $\times$  Turkey mehr Individuen in den ausgesprochenen Spelzklassen als in den anderen zeigt. Dass die Kurve der Kreuzung Spelz  $\times$  Dale Gloria (*compactum*) mit der erstbesprochenen Kurve parallel verläuft, bedeutet nur, dass Dale Gloria ebenso viele Ährenlängefaktoren wie Turkey hat. Die dominierende *compactum*-Ährendichte spielt hier nicht mit. Die zwei anderen Kurven, die Anhäufung von Individuen in den mehr »verschleierte« Spelzklassen zeigen, repräsentieren Kreuzungen zwischen konstanten Individuen aus diesen Klassen (Spelzpflanzen mit wenigen Ährenlängefaktoren) und *vulgare*. Auch diese Verhältnisse stimmen mit der Theorie gut überein.

Das sehr reiche Material von KAJANUS, das aber nicht hinsichtlich des »degree's of speling« gruppiert ist und darum der vorliegenden Aufgabe wenig Stützpunkte gibt, widerspricht wenigstens nicht meinen Beobachtungen. KAJANUS hat aber in einigen Fällen (1923 a, S. 90, 106 und 166) beobachtet, dass man mitunter in der Spaltung zu viele *vulgare*-ähnliche Individuen bekommt, und dass dann ein Teil dieser sich als im Spelzfaktor heterozygotisch herausstellt. Dies entspricht also vollkommen meiner Nr. 30—1923. Er hat aber bei seinen Kreuzungen *Spelta*—*vulgare* einen etwas lockerer ährigen Weizen, Iduna, als Panzerweizen verwendet, was vielleicht erklären kann, dass er die Korrelation der Ährendichte und der Spelzmerkmale nicht beobachtet

hat. Eine Bemerkung von KAJANUS muss doch herangezogen werden. Er schreibt (1923 a, S. 91): »Die homozygotischen *Spelta*-Individuen konnten in der Regel wegen Dominanz, Prävalenz oder kontinuierlicher Variation von den Heterozygoten nicht abgetrennt werden. Nur in zwei Fällen . . . war eine diesbezügliche Gruppierung möglich, indem die Grenze deutlich war zwischen den distinkten *Spelta*-Formen und den intermediären Formen, die bei Nr. 550 zum grossen Teil und bei Nr. 579 durchgehends sich dem *vulgare*-Typus stark näherten . . . Die *vulgare*-Pflanzen der betreffenden Bestände hatten durchweg kolbenförmige Ähren.« — Eine bessere Übereinstimmung mit den Verhältnissen in z. B. meiner Nr. 30—1923 und Nr. 130—140—1924 ist wohl kaum zu erwarten. Bedeutungsvoll ist, dass KAJANUS in den beiden Fällen, wo er Heterozygoten gefunden hat, die sich *vulgare* stark nähern, auch konstatiert, dass die ausgespaltene *vulgare*-Form relativ dichtährig war.

KAJANUS hat auch eine andere Beobachtung, aber in den Nachkommenschaften von *compactum*—*Spelta*-Kreuzungen gemacht (1923 b), die gewissermassen in dieselbe Richtung wie die meinigen deutet. Seite 295 steht: »Aus dem Umstande, dass die *Ss*-Individuen der  $F_2$ -Bestände 73 und 147, die in Bezug auf *C* homozygotisch waren, sich den *ss*-Individuen näherten, während *Ss*-Pflanzen beim Fehlen von *C* nach der anderen Seite tendierten, schliesse ich, dass das heterozygotische *S* einen weniger starken Einfluss ausübt, wenn *C* doppelt vorkommt, als wenn es fehlt. Hier sollte also auch in dieser Hinsicht *C* den Ährenlängenfaktoren entgegenwirken. Diese Mitteilung widerspricht aber den Angaben von LEIGHTY und BOSHNAKIAN bezüglich der Kreuzung *Spelta* × *Dale Gloria* (*compactum*), die oben referiert wurden. Sie hatten ja nur wenige Individuen in den »verschleierte« Spelzklassen gefunden. Ich werde aber in diesem Jahre in die Lage kommen, diese Sache selbst zu untersuchen, da ich jetzt eine  $F_2$  der Kreuzung *Spelta* × *compactum* wachsend habe. ( $F_1$ : siehe Fig. 14.)

Was nun die Arbeiten von LATHOUWERS (1920 und 1924) betrifft, so muss zuerst bemerkt werden, dass er in  $F_2$  nur eine relativ kleine Individuenzahl gehabt hat (59, 47, 20). Darum kann wohl seine Behauptung, dass die Spaltung sich statt in 1 : 2 : 1 in dem Verhältnis 4 *vulgare* : 9 Heterozygoten : 3 *Spelta* abspiele, nicht als ganz sichergestellt betrachtet werden. Dass er dagegen in den späteren Generationen 4 : 9 : 3 - (1 : 2 : 1 -) abwechselnd mit 3 : 1-Spaltungen in bezug auf *Spelta*—*vulgare* bekommt, lässt sich sehr wohl mit der Annahme verschiedener Ausstattungen der Mutterpflanzen bezüglich der Ährenlänge-

faktoren erklären. In einigen Fällen lassen sich die Heterozygoten von dem *Spelta* abscheiden, in anderen aber nicht. Die Spaltungen 3 »Speltoiden« : 1 *Spelta* wären dann konstante Spelzbestände, die hinsichtlich der Ährenlänge spalten. Daraus ergeben sich ja auch verschiedene Spelzphänotypen. Beispiele für diese Phänomene habe ich öfters gefunden. Der Überschuss von *vulgare* im Verhältnis zu *Spelta* (4 : 9 : 3 statt 1 : 2 : 1), ist wohl auf dieselben Verhältnisse zurückzuführen, die bei mir den starken Überschuss an *vulgare*-ähnlichen Pflanzen bewirkt haben, nämlich dass ein Teil dieser maskierte sS-Heterozygoten sind. Da LATHOUWERS selbst bemerkt, dass die Spaltung hinsichtlich der Ährendichte sehr kompliziert zu sein scheint, und er diese nicht in nähere Beziehung zu der *Spelta*—*vulgare*-Spaltung setzt, lässt es sich nicht bestimmen, ob der Modifikationsfaktor, den er behauptet, etwas mit den Ährenlängenfaktoren gemeinsam hat. Ich habe nur versucht, seine Mitteilungen in meinem Sinne zu erklären.

Die Untersuchungen der Kreuzungsnachkommenschaften *Tr. Spelta*—*vulgare* habe ich vor allem als eine orientierende Untersuchung des Verhältnisses *Spelta* zu *vulgare* unternommen, dessen Kenntnis ja bei der Fortsetzung der Experimente von grosser Bedeutung wäre, die hauptsächlich die Frage des Verhältnisses *Spelta* zu den Speltoiden behandeln sollten. Habituell sind *Spelta* und Speltoiden einander auffallend ähnlich, gewisse markierte Verschiedenheiten gibt es doch (Fig. 1). Die Speltoiden sind ja verglichen mit der *vulgare*-Sorte, aus der sie entstanden sind, immer vital mehr oder weniger schwache Typen. Siehe hierüber NILSSON-EHLE (1917, 1920, 1921), LINDHARD (1922, 1923), KAJANUS (1923 a), VESTERGAARD (1919—1920) und ÅKERMAN (1923). Die Speltoiden haben immer die obenerwähnten Spelzmerkmale, aber, man könnte fast sagen, im verschleierten Zustande. Die Hüllspelzen werden nie so hart und dick und schliessen auch nicht so dicht an wie bei *Spelta*, was auch die Form der Samen beeinflusst, die mehr *vulgare*-ähnlich ist. Die Rachis ist zwar in einigen Fällen wenigstens brüchiger als bei gewöhnlichem *vulgare*, aber lange nicht in dem Grade wie bei *Spelta*. Diese Spelzmerkmale scheinen auch nicht mit einer ebenso stark verlängernden Wirkung auf die Ähreninternodien verbunden zu sein wie bei den echten Spelzmerkmalen u. s. w.

Vergleichen wir so die  $F_1$ -Heterozygoten von *Spelta*  $\times$  *vulgare* und die Speltoidheterozygoten, werden die Verschiedenheiten noch mehr auffallend. Jene sind ja, wie schon erwähnt, zwar intermediär, stehen aber öfters habituell dem *Spelta* so nahe, dass sie in einem gemischten Bestand kaum mit dem blossen Auge unterschieden werden können.

Die Speltoidheterozygoten wieder legen die Spelzmerkmale so wenig an den Tag, dass sie eher für *vulgare* als für *Spelta* gehalten werden können und oft fast nur an ihren lockeren Ähren kenntlich sind. Es liegt also hier das eigentümliche Verhältnis vor, dass in einer *Spelta*—*vulgare*-Heterozygote die Spelzmerkmale stark prävalieren, in einer Speltoid—*vulgare*-Heterozygote dagegen die *vulgare*-Merkmale. Es wäre natürlich theoretisch sehr interessant diesem Umstand, der von KAJANUS (1923 a) als Pseudo-Isotypie bezeichnet wird, etwas näher treten zu können.

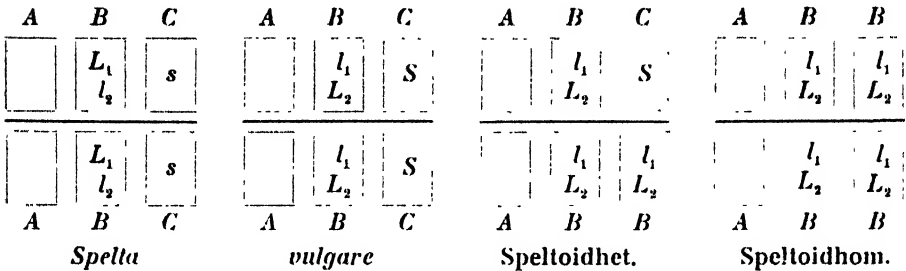
Keiner, der in diese Fragen einigermaßen eingeweiht ist, möchte wohl bezweifeln, dass der s. g. Speltoidkomplex, welcher genetisch den Speltoidhabitus bedingt, vieles mit dem *Spelta*-Faktor(-Komplex) gemein haben muss. Da es mir nun gelungen ist, eine Erklärung der »Verschleierung« der Spelzmerkmale bei gewissen Linien, die aus der Kreuzung *Spelta*—*vulgare* stammen, zu erhalten, liegt es ja nahe zu versuchen, auch einen Erklärungsgrund derjenigen »Verschleierung«, die die Speltoiden repräsentieren zu finden. Die einzige Theorie des Entstehens dieser Speltoiden, die eigentlich ihre eigentümlichen Vererbungsverhältnisse erklären kann, ist wohl die, welche WINGE (1924) zufolge seiner zytologischen Untersuchungen am Material LINDHARDS aufgestellt hat. Will man also einen Zusammenhang zwischen *Spelta* und Speltoiden suchen, soll dieses mit Rücksicht auf WINGES Resultate gemacht werden. Die Erklärung des Speltoidproblems von WINGE sei kurz folgenderweise referiert.

Der diploide *Tr. vulgare*-Chromosomenbestand von 42 Chromosomen kann auf sieben Gruppen, jede einem Chromosomenpaar von *Tr. monococcum* entsprechend, mit je drei Chromosomenpaaren, A, B und C, verteilt werden. Innerhalb einer gewissen dieser Gruppen kann bisweilen ein C- mit einem B-, statt des entsprechenden C-Chromosoms, konjugieren. Die beiden übriggebliebenen, B und C, konjugieren dann mit einander. Daraus können bei der Reduktionsteilung Gameten *ABB* entstehen, die, wenn sie von einem Normalen *ABC* befruchtet werden, Zygoten  $\frac{ABB}{ABC}$  geben. Diese sollten dann die Speltoidheterozygote darstellen. Nach WINGE könnte diese aber mitunter auch die Konstitution  $\frac{AB0}{ABC}$  haben, wo 0 bedeutet, dass ein Chromosom fehlt. Demgemäss könnte die Speltoidhomozygote  $\frac{ABB}{ABB}$  oder  $\frac{AB0}{ABB}$  geschrieben werden. Bezüglich der Ährendichte schreibt er: »Wir präzisieren diesen Gedanken folgendermassen: Der Sq-Typus »(Dickkopf)« entsteht, wo gleich



viel *B* und *C*-Chromosomen vorliegen. Je mehr *B*-Chromosomen im Verhältnis zu *C*-Chromosomen das Individuum enthält, je länger werden die Ähren des Typus sein, und umgekehrt je mehr *C*-Chromosomen das Individuum im Verhältnis zu *B*-Chromosomen enthält, je *compactum*-artiger wird der Typus sein.»

Um zu zeigen, wie ich mir den Zusammenhang *Spelta*—*vulgare*-Speltoid vorstelle, habe ich folgende schematische Darstellung der Ver-



hältnisse der fraglichen Chromosomengruppe gemacht. In dieser sollen die Vierecke die verschiedenen Chromosomen mit den Bezeichnungen von WINGE, *A*, *B* und *C* darstellen. In die Vierecke habe ich die Faktoren, die ich mir in den betreffenden Chromosomen lokalisiert denke, hineingeschrieben. *L*<sub>1</sub> und *L*<sub>2</sub> bezeichnen Ährenlängenfaktoren unbestimmter Zahl, die in *B* gelegen sind. Ausser diesen Faktoren lassen sich natürlich auch andere Ährenlängenfaktoren in anderen Chromosomen denken, von denen aber hier abgesehen wird. *s* ist der Spelzfaktor, der, wie ja schon erwähnt wurde, am richtigsten als rezessiv betrachtet werden kann. Von seinen Wirkungen dürfte in diesem Zusammenhang die ährenverlängernde nicht vergessen werden. Ob diese Wirkung dem *s*-Faktor selbst zukommt, oder ob sie von anderen mit diesem fest gekoppelten Genen ausgeübt wird, ist in dem vorliegenden Falle auch belanglos. Ein punktiertes Viereck bedeutet, dass ein solcher Chromosom da sein kann, von dem fraglichen Typus aber auch entbehrt werden kann.

Diese Hypothese könnte alle phänotypischen Unterschiede zwischen einerseits *Spelta* und *Spelta*—*vulgare*-Heterozygoten und andererseits Speltoid-Homo- und -Heterozygoten erklären. Jene haben stärker ausgeprägte Spelzmerkmale als diese, ganz einfach deshalb, weil die ährenverlängernde Wirkung des *s*-Komplexes auch alle anderen Spelzmerkmale betont. Diese Wirkung, ob sie nun vom *s* selbst oder, was jetzt wahrscheinlicher scheint, von anderen mit *s* gekoppelten Faktoren

herrührt, entbehren die Speltoiden. Die verhältnismässig geringe Streckung ihrer Ähren wird, wie WINGE gezeigt hat, von den *L*-Faktoren im Chromosom *B* bewirkt.

Nach gütiger mündlicher Mitteilung von Dr. ÅKERMAN scheint es gewissermassen, als ob die Spelzeigenschaften der Speltoiden auch den Modifikationswirkungen der Ährenlängsfaktoren unterworfen sind. Speltoiden aus lockerährigen Landweizensorten sollen nämlich immer mehr markierte Speltoiden-(Spelz-)Merkmale besitzen als solche, die in einer dichterem Weizensorte wie z. B. Panzerweizen entstehen. Dieser Umstand, der zwischen *Spelta* und Speltoid noch eine weitere Paralleliität darstellt, und zwar in dem für diese Diskussion wichtigsten Punkte, stützt wohl noch meine Spekulationen.

Die oben skizzierten Anschauungen lassen sich auch gut an die übrigen Theorien von WINGE betreffs der anderen Typen, die in LINDHARDS Speltoidenserien entstanden sind, applizieren. Die WINGE'sche Erklärung (1924, S. 265) des Pseudo-Isotypiefalles Begrannung (KAJANUS 1923 a, S. 182—183), wo er der unbegannnten Speltoidhomozygote die Formel  $\frac{AB(BC)}{\overline{AB}\overline{B}}$  gibt, steht mit meiner Erklärung der Pseudo-Isotypie, *Spelta*—*vulgare*-Speltoid, in gutem Einklang.

Man muss nur annehmen, dass die Überkreuzung von *B* und *C*, durch welche (*BC*) entsteht, sich im *C*-Chromosom irgendwo zwischen *N* (Hemmungsfaktor der Begrannung) und *S* ereignet hat. Dass *S* und *N* im selben Chromosom gelegen sind, ist ja durch die Koppelung zwischen ihnen in Kreuzungen *Spelta*—*vulgare*, die von KAJANUS (1923 a) und mir (siehe unten) konstatiert wurde, sichergestellt. Da das Überkreuzungsprozent hier ungefähr 35 % ist, ist es ja sehr wahrscheinlich, dass ein solcher (*BC*) nicht gar zu selten entsteht. Seite 266 (1924) schreibt WINGE weiter: «Ebenso wie die Faktoren in dem von KAJANUS besprochenen Beispiel» — (*compactum CL; vulgare* [Langform] *cL; subcompactum cl*) — gegenseitig ihre Wirkungen aufheben, wodurch Pseudo-Isotypus-Formen entstehen können, so ist hier dasselbe der Fall: nur sind es die Chromosomen selbst, die wegen des Zusammentreffens von entgegengesetzt wirkenden Faktoren im Chromosom pseudo-isotypisch werden.»

Die Pseudo-Isotypus-Formen *Spelta* — *vulgare* — Speltoid könnten dann folgendermassen bezeichnet werden, wo *L* den vermuteten ährenverlängernden Faktor, der mit *s* absolut gekoppelt ist, bezeichnet: *Spelta sL; vulgare SL; Speltoid O*, dazu kommt dann noch, dass von Natur aus *Spelta* die meisten, *vulgare* die wenigsten Ährenlängsfaktoren

hat und Speltoiden in dieser Hinsicht eine sich an *vulgare* sehr eng anschliessende Stellung einnehmen. KAJANUS bezeichnet die betreffenden Formen SV, sV und sv resp., bemerkt aber (1923 a, S. 183 unten): »Man fragt sich: Handelt es sich nur um eine äussere Ähnlichkeit, oder ist es möglich, dass die habituelle Übereinstimmung auf einer weitgehenden Ähnlichkeit der inneren Grundlagen beruht? In Anbetracht der bei *Spelta* und *vulgare* einerseits, bei *vulgare* und *speltoides* andererseits festgestellte Übereinstimmung in bezug auf die Beziehung des Ährentypus zur Begrannung bin ich geneigt, die fragliche Möglichkeit als diskutierbar zu bezeichnen.» — Ich hoffe mit meinen Erwägungen dem Kern des Problems etwas näher gerückt zu sein, sehe aber, da ich eben auf dem Felde eine  $F_2$ -Generation der Kreuzung *Spelta*  $\times$  Speltoid wachsend habe, vorläufig von weiteren theoretischen Auseinandersetzungen ab.

### CHIMÄREN.

In  $F_2$  der Sommerweizenserie habe ich zwei Pflanzen mit Chimärenähren gefunden (Nr. 45 und 48 — 1921). Nr. 45, die von begrannntem Spelztypus war, trug in einer Ähre fünf Ährchen, von zur Hälfte typischem *vulgare*-Aussehen, locker anschliessende, spitzige Hüllspelzen ohne die *Spelta* charakterisierenden stark hervortretenden Nerven (Fig. 12). Nr. 48, ein lockerähriger, unbegrannnter *Spelta* mit mehreren Ährchenverdoppelungen, trug in einer Ähre zwei solche Ährchenhälften wie Nr. 45 (Fig. 13). Nr. 45 hat in der  $F_3$  44 Individuen gegeben. Alle sind spelzähnlich gewesen; kein *vulgare* wurde ausgespaltet. Nr. 48 hat 188  $F_3$ -Pflanzen gegeben, von welchen 142 spelzähnlich und 46 *vulgare* waren; alle Samen innerhalb der *vulgare*-ähnlichen Hüllspelzen (3 Stück) entwickelten aber spelzähnliche Pflanzen. Eine Chimärenähre, die ganz und gar in zwei vollständige Hälften geteilt ist, habe ich auch in der Sommerweizenserie gefunden, Nr. 24—1923, Pflanze 81 (Fig. 12). Nr. 24—1923 war eine  $F_3$ -Nachkommenschaft einer bezüglich der Spelzmerkmale intermediären  $F_2$ -Pflanze und spaltete 28 *Spelta* : 45 Het. : 20 *vulgare* aus. Pflanze 81 gab 55 Individuen: 20 *Spelta* : 27 Het. : 8 *vulgare*; die Pflanzen innerhalb *vulgare*-Hüllspelzen 7 Pflanzen, wovon 3 *Spelta* und 4 Het.

Im Jahre 1924 habe ich drei neue Chimären, 2 in der Sommer- und 1 in der Winterweizenserie (Fig. 12), gefunden. Die eine, Nr. 29—1924, Pfl. 29, ist eine sS-Heterozygote, die in einer Ähre auf der einen Seite vier spelzähnliche Ährchenhälften hat. Die andere, Nr.

132—1924, Pfl. 16, ist auch eine *sS*-Heterozygote, die eine Ähre trägt, deren ganze eine Hälfte mit Ausnahme von 4 Ährchenhälften spelz-

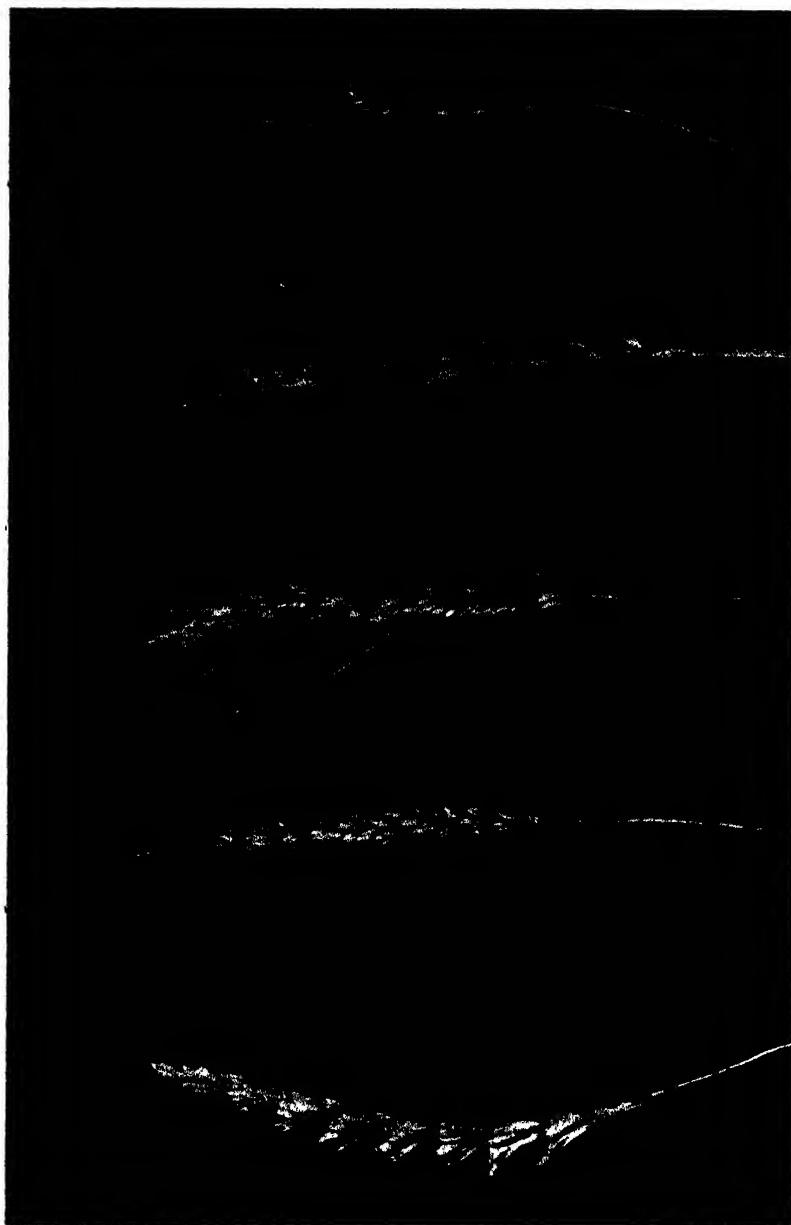


Fig. 12. Chimärenähren. Von links: Nr. 24 — 1923, Pfl. 81; Nr. 29 — 1924, Pfl. 29; Nr. 132 — 1924, Pfl. 16; Pflanze 45 — 1921 und Nr. 213 — 1924, Pfl. 12.

ähnliche Hüllspelzen trägt. Die dritte stammt aus der Winterweizennummer 213—1924, die eine konstante, relativ lockerährige (mittl.

Ährchenabstand  $5,44 \pm 0,013$  mm) *Spelta*-Parzelle ist. Hier habe ich eine Pflanze (Pfl. 12) gefunden, die in einer Ähre eine einzige *vulgare*-ähnliche Ährchenhälfte trägt. Diese Chimäre ist sehr deutlich (siehe Fig. 12), was besonders hervorgehoben wird, da sie für die Diskussion unten wichtig ist.

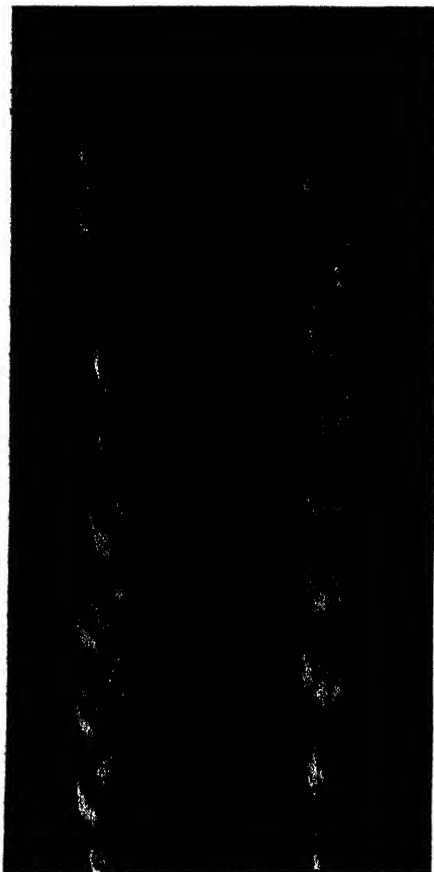


Fig. 13. Ähre der Pflanze 48 — 1921 von zwei verschiedenen Seiten photographiert. Links sieht man die Ährchenverdoppelungen und rechts die Chimärenährchen.

Bei allen diesen sechs Chimären waren die abweichenden Teile der Ähren immer in einer besonderen Weise in diesen verteilt. Wenn eine Grenze gedacht wird, die die Ansatzpunkte der Ährchen auf der einen Seite der Ähre mit denselben auf der anderen verbindet, so werden alle abweichenden Teile der Ähre auf derselben Seite dieser Grenze liegen. Bei Nr. 24—1923, Pfl. 81 wich eine ganze solche Hälfte vom sonstigen Phänotypus der Pflanze ab, bei den anderen Chimären nur mehr oder weniger vereinzelte Ährchenhälften einerseits dieser Grenze. Diese Verteilung trifft auch für die meisten (c:a 50) von ÅKERMAN observierten *Speltoid-vulgare*-Chimären zu. Hier gibt es jedoch Ausnahmen. (Nach mündlicher Mitteilung. Siehe auch die Bilder ÅKERMAN 1923).

RÖSLER (1923) gibt an, dass bei *Triticum* bei der Anlegung des Schosses anfangs immer drei übereinander gelegene Zellen sich peri-

klin teilen. Stellt man sich nun vor, dass die Veränderung bei oder kurz nach dieser ersten Teilung stattfindet, wäre vielleicht diese bestimmte Orientierung der beiden Komponenten der Chimärenähren zu erklären. Die eine Hälfte des ganzen Sprosses stammt von einer der durch diese erste Teilung entstandenen Zellen, die andere Hälfte von der anderen. Dann kommen ja noch weitere Komplikationen

hinzu, wenn die »veränderte« Hälfte nicht einheitlich ist, sondern teils normale und teils »veränderte« Hüllspelzen trägt. In diesem Falle ist natürlich die Konstitutionsänderung später während der Entwicklung des Sprosses eingetreten. Die doch ohne Zweifel am offtesten beobachtete Zusammensetzung von Chimärenähren beim

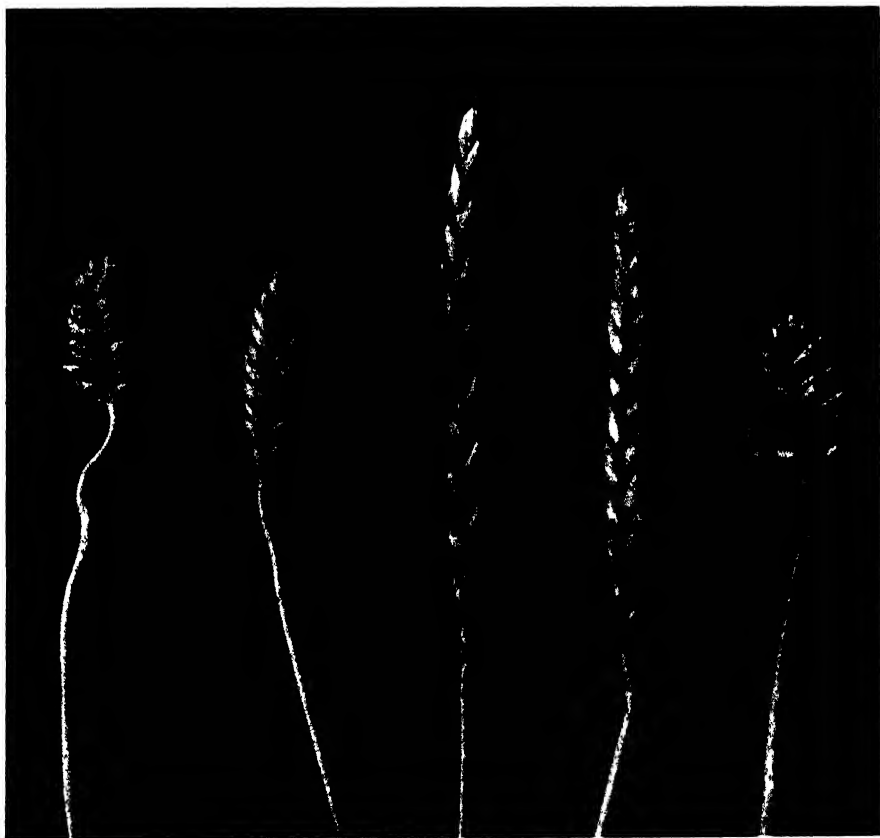


Fig. 14. Von links: *Triticum compactum*, mittl. Ährchenabstand  $1,63 \pm 0,006$  mm,  $F_1$  *Tr. compactum*  $\times$  *Spelta*, mittl. Ährchenabstand  $2,51 \pm 0,006$  mm, *Tr. Spelta*, mittl. Ährchenabstand  $6,25 \pm 0,011$  mm,  $F_1$  *Tr. Spelta*  $\times$  rezess. *compactum*, mittl. Ährchenabstand  $4,92 \pm 0,017$  mm und rezess. *compactum*, mittl. Ährchenabstand  $2,05 \pm 0,007$  mm.

Weizen ist aber die, dass die ganze eine Hälfte (mit einer Grenze wie oben angedeutet) von der einen Sorte, die andere von der anderen ist. Dies könnte selbstverständlich gewissermassen dadurch verursacht werden, dass solche Chimären am meisten auffallend sind.

Typisch für Ährchen, die auf der einen Seite *Spelta*-Hüllspelzen tragen, auf der anderen *vulgare*-, ist, dass das Ährchen immer nach

der *vulgare*-Seite hinübergebogen ist. Bei den Speltoid-*vulgare*-Chimären ist das Verhältnis auch dem entsprechend. Dieser Umstand hat sicher mit der ährenverlängernden Wirkung des Spelzfaktors zu tun.

Immer öfter werden nunmehr in der Literatur die Angaben von Chimären bei sowohl Pflanzen wie bei Tieren gefunden und jene sind auch Phänomene, die mit Recht immer mehr Aufmerksamkeit auf sich lenken. Wenn man von den Pfropfbastarden absieht, stehen eigentlich für die Deutung ihrer Entstehung zwei verschiedene Betrachtungsweisen einander gegenüber. Die eine ist die von BAUR (1918) vertretene, die die Entstehung der Chimären durch vegetative Mutation erklären will. Die andere wird vorzugweise von BATESON (1916) verfochten, der meint, dass das Phänomen durch vegetative Spaltung entsteht. Unter den Monokotylen sind die Chimären im allgemeinen selten, innerhalb der Gattung *Triticum* sind aber schon mehrere beschrieben worden. TSCHERMAK (1914) spricht von zwei verschiedenen Fällen, wo eine Weizenpflanze sowohl begrannete wie unbegrannete Ähren getragen hat. Bei der genetischen Analyse dieser verschiedenen Ähren hat sich verschiedene Konstitution derselben herausgestellt. Ein ähnliches Beispiel beschreibt auch KAJANUS (1923 a), er hat aber keine Verschiedenheiten in der Vererbung feststellen können und erklärt darum den Fall als eine reine Modifikation. Auch PERCIVAL (1921) erwähnt ähnliche Formen. Verhältnismässig oft findet man an derselben Pflanze lockere und dichte Ähren, aber dieser Umstand muss wohl mit Recht Modifikationen zugeschrieben werden. Ich habe selbst eine Zahl Nachkommenschaften solcher Pflanzen untersucht, doch nie erbliche Verschiedenheiten zwischen den lockeren und den dichteren Ähren gefunden.

Mehrere Chimärenähren, deren Hüllspelzen teils *Triticum vulgare*-ähnlich und teils Speltoidheterozygoten-ähnlich sind, wurden von ÅKERMAN (1920) beschrieben; auch KAJANUS hat solche beobachtet. Nur in einzelnen Fällen (ÅKERMAN op. cit. und nach mündl. Mitt.) wurden bei diesen Speltoidchimären an den Samen genetische Verschiedenheiten konstatiert, die dem Aussehen der Hüllspelzen, innerhalb welcher die Samen ihren Platz gehabt haben, entsprechen. Dieser Umstand wird durch die sehr schönen Untersuchungen RÖSLERS (1923) über die Vegetationspunkte von *Triticum vulgare* verständlich. Er hat nämlich gezeigt, dass an der Entwicklung der Blätter und den damit analogen Organen bei dieser Pflanzenart höchst wahrscheinlich nur das Dermatogen teilnimmt. Die Samenanlagen, die

aus dem Mesoderm entstehen, wären also anderer Herkunft als die ausserhalb derselben gelegenen Hüllspelzen. Stellt man sich nun vor, dass die Konstitutionsänderung in den Zellen der Hüllspelzen bei oder kurz nach der Anlegung des Sprosses eingetroffen ist, ist es ja ersichtlich, warum sie nicht auch die Samenanlagen getroffen hat.

Die Frage der Entstehungsart der Speltoidchimären wird von ÅKERMAN, da er nicht beweisen kann, dass seine Chimären anfangs nicht Heterozygoten gewesen sind, unbeantwortet gelassen. Von den sechs Chimären, die ich gefunden habe, sind offenbar alle mit Ausnahme der Nr. 45—1921 und Nr. 213—1924, Pfl. 12 anfangs *ss*-Heterozygoten gewesen. Die  $F_2$ -Pflanze 45, die in  $F_3$  44 Pflanzen gab, von welchen wieder in  $F_4$  9 Nachkommenschaften mit zusammen 106 Pflanzen grossgezogen worden sind, hat sich als konstante *Spelta* herausgestellt. Dies könnte ja so gedeutet werden, dass die Pflanze von Haus aus eine Heterozygote wäre, dass aber schon so früh im vegetativen Stadium eine Veränderung eingetreten sei, dass nunmehr nur die abweichenden Hüllspelzen der einen Ähre diesen Umstand beweisen. Gehen wir aber zu Nr. 213—1924, Pfl. 12 über, ist diese Beweisführung nicht mehr gültig. Diese Chimäre wurde in einer  $F_3$ -Nachkommenschaft gefunden, die von einer ausgeprägt *Spelta*-ähnlichen  $F_2$ -Pflanze herstammte und auch selbst konstant *Spelta* war. Hier ist also unzweideutig die Chimärpflanze von Anfang an eine *ss*-Homozygote gewesen. Eine vegetative Spaltung im gewöhnlichen Sinne hinsichtlich des Spelzfaktors muss dann in diesem Falle als ausgeschlossen betrachtet werden.

Man könnte sich natürlich auch noch denken, dass die Pflanze 12 durch spontane Einkreuzung entstanden sei, und dass die Verhältnisse sonst ungefähr im selben Sinne gedeutet werden könnten wie für Pfl. 45—1921 angedeutet wurde. Natürlicher wäre wohl doch, sich eine vegetative Spaltung hinsichtlich der Ährenlängenfaktoren und mit dieser folgende Modifikationen der Spelzmerkmale zu denken. Da die Chimären *Spelta* — *vulgare* nur in Kreuzungsnachkommenschaften gefunden wurden, finde ich noch immer an der Theorie der vegetativen Spaltung mehr Gefallen und schliesse darum hier die Erörterungen über diese Phänomene ohne auf die andere Theorie und ihre Möglichkeiten näher einzugehen. Die Speltoidchimären sind wohl im Einklang mit den Anschauungen von WINGE als durch Fehlkonjugationen bei gewissen vegetativen Zellteilungen entstanden, aufzufassen. In entsprechender Weise könnten natürlich auch die *Spelta-vulgare*-Chimären entstanden gedacht werden.



## DIE ÄHRENDICHTE.

Sowohl  $F_1$  der Sommer- als der Winterweizenserie ist in dieser Hinsicht intermediär gewesen: Panzerweizen II, mittl. Ährchenabstand  $3,55 \pm 0,005$  mm; Sommerspelz, mittl. Ährchenabstand  $6,10 \pm 0,010$  mm;  $F_1$  mittl. Ährchenabstand  $4,38 \pm 0,013$  mm; Sammtweizen, mittl. Ährchenabstand  $4,53 \pm 0,008$  mm; Winterspelz, mittl. Ährchenabstand  $6,25 \pm 0,011$  mm;  $F_1$ , mittl. Ährchenabstand  $5,21 \pm 0,013$  mm. In  $F_2$  wurden gleichmässig fluktuierende und in beiden Richtungen transgressive Spaltungen von Individuen mit einem mittleren Ährchenabstand von cirka 8 mm bis zu solchen mit einem von cirka 2 mm erhalten. Es waren jedoch erhebliche Unterschiede zwischen den beiden Serien vorhanden. (Siehe Tab. 3.) In der Winterweizenserie war die Durchschnittszahl der  $F_2$ -Variation des mittleren Ährchenabstandes  $5,57 \pm 0,036$  mm und die Zahl der Individuen in den dichten *compactum*-ähnlichen Klassen sehr gering (1 von 535).

In der Sommerweizenserie war  $M$   $0,57$  mm niedriger,  $5,00 \pm 0,101$  mm, und vier Pflanzen von 171 wurden als *compactum* registriert. Trotzdem die Variation gleichmässig fluktuierend war, konnten die *compactum*-ähnlichen Pflanzen doch in eine besondere Klasse eingereiht werden, da sie sich von allen anderen Individuen durch ihre sehr dichten Ähren, ihren gedrungenen Wuchs und krumme Halme unterschieden. MALINOWSKI (1914) und KAJANUS (1923 a) weisen auch auf diesen Umstand hin. Die ausgespaltenen *compactum*-Formen sind rezessiv, was wohl am besten in Fig. 14 ersichtlich ist, wo die  $F_1$  der Rückkreuzung dieser ausgespaltenen Formen  $\times$  *Spelta* (mittl. Ährchenabstand  $4,92 \pm 0,017$  mm) mit der  $F_1$  von dominierendem *Tr. compactum*  $\times$  derselben *Spelta* (mittl. Ährchenabstand  $2,51 \pm 0,006$  mm) verglichen werden können. Dieses Verhältnis steht im Einklang mit den Angaben mehrerer Verfasser, die eine Ausspaltung rezessiver *compactum*-Formen sowohl in Kreuzungen *Spelta*—*vulgare* (MALINOWSKI 1914, MAYER GMELIN 1917 und KAJANUS 1923) wie auch in anderen Weizenkreuzungen gefunden haben.

Eine deutliche ährenverlängernde Einwirkung des Spelzfaktors selbst oder wenigstens eines mit ihm fest gekoppelten Faktors ist, wie aus Tab. 3, 16 und 17 hervorgeht, festgestellt. In Tabelle 3 wurde das Material in einerseits *Spelta* + intermediäre Pflanzen, andererseits *vulgare* eingeteilt. In der Sommerweizenserie ist dies natürlich mit Rücksicht auf die unter den Spelzmerkmalen erwähnte Korrektur geschehen. Man kann behaupten, dass eine verhältnismässig sichere,

TABELLE 3. Ährchenabstand und *Spelta*—*vulgare*-Spaltung in  $F_2$ .

Mittl. Ährchen- abstand	2,25	2,75	3,25	3,75	4,25	4,75	5,25	5,75	6,25	6,75	7,25	7,75	Summe	M	m	Diff.
<i>F<sub>2</sub> der Winterweizenserie</i>																
<i>Spelta</i> + In- termid. ....	—	—	—	—	1	15	101	119	104	48	12	2	402	5,89	0,03	1,28 ± ± 0,60
<i>vulgare</i> .....	—	1	3	20	45	19	33	8	3	1	—	—	133	4,61	0,60	
Summe	—	1	3	20	46	31	134	127	107	49	12	2	535	5,57	0,04	
<i>F<sub>2</sub> der Sommerweizenserie</i>																
<i>Spelta</i> + In- termid. ....	—	—	4	4	4	12	21	27	32	10	4	1	119	5,65	0,08	2,03 ± ± 0,14
<i>vulgare</i> .....	1	12	13	10	4	6	2	1	—	—	—	—	52	3,53	0,12	
Summe	4	12	17	14	8	18	23	28	32	10	4	1	171	5,00	0,10	

durch die Einwirkung des *s*-Komplexes hervorgerufene Verschiebung in die Richtung lockere Ähren konstatiert ist. In der Winterweizenserie ist die Differenz zwischen den beiden Variationsserien  $1,28 \pm 0,60$  mm, in der Sommerweizenserie  $2,03 \pm 0,14$  mm; in beiden Fällen also eine einigermaßen sichere Differenz. Die Einwirkung der *vulgare*—*Spelta*-Spaltung auf die Ährendichte kommt auch sehr deutlich in den Tab. 16 und 17 zum Ausdruck, wo man in den spaltenden Linien die Verlängerung des mittleren Ährchenabstandes in einer und derselben Linie von den *vulgare*-Pflanzen über den Heterozygoten zu den *Spelta*-Individuen verfolgen kann. Da ja eine ungefähr gleichmässige Verteilung der Ährenlängefaktoren auf diese drei Kategorien zu erwarten ist, würde wohl die Spaltung hinsichtlich der letztgenannten Faktoren nicht in hohem Grade stören.

Die oben relatierten Beobachtungen stimmen, wie schon früher erwähnt, vollkommen mit den Angaben von BOSHAKIAN und KAJANUS überein. Bei der Analyse der Spaltung der Ährendichte kann also mit dem Spelz-Komplex als mit einem Ährenlängefaktor gerechnet werden. In der Winterweizenserie mit einem Zahlenverhältnis in der zweiten Generation von 534 mehr oder weniger verlängerten Formen zu 1 *compactum*-ähnlichen, sollen ausser dem *s*-Komplex wenigstens 3 oder 4 andere Ährenlängefaktoren mitwirken. Es kann wohl behauptet werden, dass von diesen wenigstens einer im *Spelta*-Elter vorhanden war, da in  $F_2$  *vulgare*-Formen entstehen, die viel lockerer ährig sind als der *vulgare*-Elter. In der Sommerweizenserie findet man in  $F_2$  auf zu-

sammen 171 Pflanzen 4 *compactum*-ähnliche. Von diesen haben aber 3 (siehe Tab. 16), Nr. 4, 5 und 15, in späteren Generationen Spaltungen in bezug auf die Ährendichte ergeben, während Nr. 37 anscheinend konstant gewesen ist. Auch in dieser Serie ist also die Spaltung der Ährendichte ziemlich kompliziert. In der  $F_3$  wurden, wie erwartet, ausser konstanten Familien mit verschiedenem Grad von Ährendichtigkeit und solchen, die in mehr oder weniger lockeren bis mitteldichten Typen aufspalteten, auch solche erhalten, die *compactum*-ähnliche mit verschiedenen Zahlenverhältnissen gaben (Tab. 16). Da es sich nun herausgestellt hat, dass man vom Phänotypus einer gewissen Pflanze nicht darauf schliessen kann, ob diese zum homozygotischen rezessiven *compactum* gerechnet werden soll oder nicht, ziehe ich vor, auf Grund des vorhandenen Materiales keine Schlussfolgerungen auf die exakte Zahl der Ährenlängenfaktoren in den beiden Serien zu ziehen.

Wenn man sieht, dass MALINOWSKI (1914) in seinen entsprechenden Kreuzungsserien eine so einfache Spaltung der Ährendichte wie 4 »*Spelta*» : 8 »*vulgare*» : 3 »*Squarhead*» : 1 »*compactum*» bekommen hat, wirkt es vielleicht etwas befremdend, dass die Verhältnisse in meinem Material so kompliziert gewesen sind. Sowohl KAJANUS (1923 a und b) wie MAYER GMELIN (1917) haben aber, trotzdem sie von ähnlichen Formen wie MALINOWSKI ausgegangen sind, ungefähr eben so verwickelte Zustände festgestellt wie ich. Beim Studieren von Tabelle V und VI (MALINOWSKI 1914) wird aber sofort ersichtlich, dass seine vier Typen nicht als genetisch gleichwertig betrachtet werden können. Oben, Seite 15, wurde schon erwähnt, dass er dies auch selbst zugestanden hat. In seinen Tabellen variiert »*Spelta*» innerhalb ungefähr 5 Ährendichteklassen, »*vulgare*» und »*Squarhead*» innerhalb je 10, während der s. g. »*compactum*» in 20 verschiedenen Ährendichteklassen vorkommen kann.

Fig. 15. Ähre, deren unterer Teil durch die zickzackförmige Biegung der Rachis verdichtet ist.

Eine Ährenanomalie, die scheinbar mit der Ährendichte zu tun hat, zeigt Fig. 15. Die Ähre stammt von einer reinen *Spelta*-Pflanze aus

$F_4$  der Sommerweizenreihe. Diese Pflanze hatte ausser der in der Fig. dargestellten in der unteren Hälfte verdichteten Ähre noch vier normale Ähren. Bei näherer Untersuchung dieser Ähre findet man aber, dass die Verdichtung nicht auf Verkürzung der Internodien sondern auf zick-zackförmige Biegungen derselben beruht. In der  $F_3$  der Winterweizenreihe habe ich auch bei einer reinen *Spelta*-Pflanze eine ganz gleichartige Ähre gefunden. BOSHNAKIAN (1922, S. 808 und Pl. LXVIII, Fig. 11 und 12) hat eine ähnliche *Spelta*-Pflanze beschrieben. In seinem Beispiel sind aber alle Internodien der Ähren gebogen und zwar die obersten am stärksten, weshalb er das Phänomen als durch Druck der fest umwickelten obersten Blattscheide zustande gekommen erklärt. Ob dies auch für die vorliegenden Ähren zutreffen kann, ist nicht ganz sicher. Man könnte sich denken, dass die Blattscheide unten geborsten wäre, wie es ja oft vorkommt, und dass die Biegungen in den unteren dadurch freigewordenen Internodien bei dem fortgesetzten Wachstum der Ähre zustande gekommen sind, während die oberen Internodien noch von der Blattscheide festgehalten wurden.

### ÄHRENVERZWEIGUNGEN.

Drei verschiedene Sorten von Ährenverzweigungen wurden in meinem Material gefunden. Die eine, die ich »Kurzverzweigung« genannt habe, wird dadurch gekennzeichnet, dass in einigen, besonders den unteren Ährchen der Weizenähre gewisse Blüten durch ein ganzes, kleines, quer orientiertes Ährchen mit zwei Hüllspelzen und zwei bis drei Blüten ersetzt sind (Fig. 16). Die Rachis des ursprünglichen Ährchens wird aber nur ganz unbedeutend verlängert. Gewöhnlich ist es die dritte und vierte Blüte des Ährchens oder eine von ihnen, die so umgebildet wird. Diese Abnormität, über welche ich in der Literatur keine Angaben gefunden habe, wurde das erste Mal im Sommer 1923 in der  $F_3$ -Generation der Sommerweizenreihe in 8 verschiedenen Parzellen gefunden (Tab. 4). Sie ist in den Elternlinien nie aufgetreten. In der Regel kommt sie nur in den späteren Ähren zum Vorschein und da 1923 ein Jahr war, das besonders die Ausbildung späterer

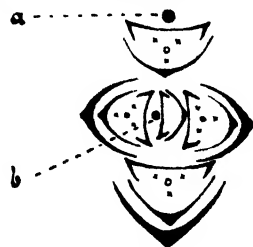


Fig. 16. Kurzverzweigung. Schematische Darstellung einer Ährenhälfte, *a* = Rachis des ursprünglichen Ährchens, *b* = Rachis des Ährchens, das die dritte Blüte ersetzt.

Sprosse beförderte, kann vielleicht dieser Umstand erklären, weshalb die Kurzverzweigung in den früheren Generationen nicht beobachtet wurde. Im Jahre 1924 habe ich wieder mehrere kurzverzweigte Ähren sowohl in der  $F_4$  der Sommerweizenserie wie in der  $F_3$

TABELLE 4. Kurzverzweigung und vulgare—Spelta-Spaltung.

$F_3$ -Nr.	Spelta		Heterozygot.		vulgare		Mutterpflanze	$F_4$ -Nr.	Spelta		Heterozygot.		vulgare	
	Zahl der Pflanzen	Zahl der K.-v.-z.	Zahl der Pflanzen	Zahl der K.-v.-z.	Zahl der Pflanzen	Zahl der K.-v.-z.			Zahl der Pflanzen	Zahl der K.-v.-z.	Zahl der Pflanzen	Zahl der K.-v.-z.	Zahl der Pflanzen	Zahl der K.-v.-z.
1	16	—	27	—	10	—	normal	10	—	—	—	—	19	1
4	—	—	—	—	41	—	»	16	—	—	—	—	41	20
							»	21	—	—	—	—	55	22
7	—	—	—	—	36	3	K.-v.-z.	25	—	—	—	—	30	12
							»	26	—	—	—	—	28	15
							»	27	—	—	—	—	31	11
10	—	—	—	—	38	4	»	44	—	—	—	—	55	2
							»	45	—	—	—	—	23	—
							»	46	—	—	—	—	23	1
13 <sup>1</sup>	9	—	18	—	7	—	normal	67	—	—	—	—	25	5
15	—	—	—	—	9	1	»	75	—	—	—	—	18	5
26 <sup>1</sup>	17	—	33	1	15	—	K.-v.-z.	121	17	—	49	3	24	4
32	—	—	—	—	47	4	»	141	—	—	—	—	40	11
							»	142	—	—	—	—	25	3
							»	142 a	—	—	—	—	30	1
							»	142 b	—	—	—	—	32	0
35 <sup>1</sup>	18	—	35	7	16	2	»	150	13	—	28	—	11	—
							»	152	5	—	11	—	5	1
45	44	—	—	—	—	—	normal	177	47	2	—	—	—	—
48 <sup>1</sup>	47	—	95	3	46	2	—	—	—	—	—	—	—	—
54	18	—	21	1	13	—	—	—	—	—	—	—	—	—

der Winterweizenserie gefunden. Die Tatsache, dass auf jeder in dieser Weise abnormen Pflanze nur eine oder zwei Ähren kurzverzweigt, während die anderen normal sind, macht es sehr wahrscheinlich, dass

<sup>1</sup> Spelta und Heterozygoten könnten in dieser Parzelle nicht mit Sicherheit unterschieden werden. Aus der Summe dieser beiden Typen sind die Zahlen der Pflanzen in den entsprechenden Kolonnen berechnet.

bei für die Anomalie extrem günstigen Verhältnissen eine noch grössere Zahl solcher Individuen entstehen könnten.

Tabelle 4 zeigt, wo ich in meinem Material bisher kurzverzweigte Pflanzen gefunden habe. Offenbar ist, dass diese Verzweigungsform hauptsächlich bei *vulgare*-Pflanzen vorkommt, nur seltener bei Heterozygoten und schliesslich bloss in zwei Fällen (Nr. 177 d und e—1924) bei reinen Spelzindividuen. In diesen beiden Parzellen wurden die Samen im doppelten normalen Abstand ausgesät und da, wie oben erwähnt wurde, die Kurzverzweigung am oftsten in den späteren Ähren zum Vorschein kommt, könnte dies vielleicht der Grund sein, warum sie hier auch bei reinen Spelzpflanzen ausgebildet wurde. Pflanzen, die in einem lockeren Bestand wachsen, bekommen ja immer viele späte Schossen. Es muss noch bemerkt werden, dass sowohl diese letztesprochenen Fälle von Anomalie wie auch ein Fall der Kurzverzweigung bei *sS*-Heterozygoten in den Nachkommenschaften von Chimärenpflanzen gefunden wurden. Nr. 177 d und e entstammen der Chimärenpflanze 45—1921 und Nr. 48—1923 der Chimäre 48—1921. In einem Falle, Nr. 26—1923, scheint die Fähigkeit Kurzweige auch in *sS*-Heterozygoten auszubilden auf die Nachkommenschaft vererbt worden zu sein. (Nr. 121—1924). Da die Kurzverzweigung in den verschiedenen Parzellen in sehr verschiedenen Prozentzahlen vorkommt, und ausserdem in bezug auf den Grad der phänotypischen Ausbildung in ein und derselben Pflanze sehr stark variiert, kann man sich kaum auf weitere Spekulationen hinsichtlich ihrer Vererbung einlassen. Dass sie aber vererbt wird, geht ja daraus deutlich hervor, dass von den 10 kurzverzweigten Individuen, die 1924 ausgesät wurden, 8 die Abnormität in der Nachkommenschaft wieder aufwiesen. Dies ist übrigens auch aus der verhältnismässig grossen Ansammlung kurzverzweigter Individuen in gewissen Linien ersichtlich.

Der andere Verzweigungstypus ist eine Gabelung der Rachis (Fig. 17), welche Form schon von STRAMPELLI (1907) beschrieben worden ist. Sie wurde in der zweiten Generation sowohl der Sommer- wie der Winterweizenserie in vereinzeltten Fällen beobachtet. Diese Exemplare waren steril, aber in der *F*<sub>2</sub> der Sommerweizenserie wurden wieder zwei gegabelte und fertile Individuen gefunden (Nr. 122, Pfl. 16 und 190, Pfl. 8—1924), deren Samen jetzt ausgesät sind, und hoffe ich in Zukunft die Genetik dieser Verzweigungsform untersuchen zu können.

Den letzten Verzweigungstypus habe ich »Langverzweigung» ge-

nannt (Fig. 18). Er wird dadurch charakterisiert, dass (ganz wie beim ersten Typus) in gewissen Ähren der Pflanze einige der unteren Ährchen umgestaltet sind. Ihre Rachis ist oberhalb der zweiten Blüte verlängert und zu einem oft bis drei cm langen Zweig ausgewachsen, der eine wechselnde Zahl vollständiger Ährchen trägt. Die höchste beobachtete Ährchenzahl auf einem solchen Langzweig ist 7 gewesen.

Diese Abnormität ist schon in der Literatur in mehreren Gramineen-Gattungen, die *Triticum*-ähnlichen Ährenbau haben, beschrieben.

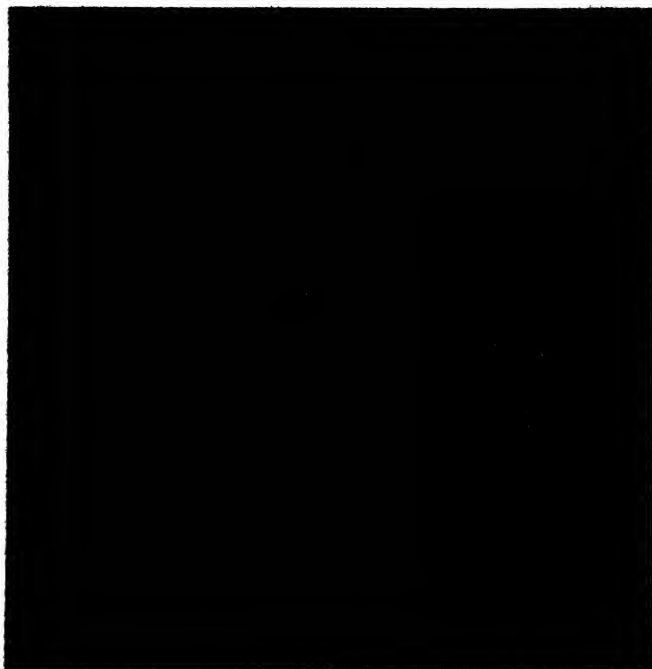


Fig. 17. Ähren mit gegabelter Rachis.

KOERNICKE-WERNER (1885) gibt solche Formen für *Triticum turgidum* und *dicoccum* an und PENZIG (1922) erwähnt ähnliche Formen bei *Secale*, *Hordeum* und *Triticum*. In der Gattung *Triticum* hat man solche Verzweigung bei den Arten *dicoccum*, *polonicum*, *Spelta* und *turgidum* (dem bekannten Wunderweizen) gefunden (PENZIG, op. cit.). PERCIVAL gibt Ährenverzweigungen dieses Typus für *dicoccum* und *turgidum* an, bemerkt aber, dass sie »in other races uncommon» sind. Er weist auch darauf hin, dass diese Ährenform vererbt wird, aber sehr von »climatic and soil conditions» abhängig ist. BIFFEN (1916) hat nach Kreuzungen zwischen *Triticum polonicum* und *vulgare* u. a.

verzweigte Ähren bekommen. Ähnliche Verzweigungstypen haben GERNERT (1912) und KEMPTON (1923) für Mais beschrieben.

Langverzweigte Ähren habe ich zuerst in der  $F_2$  der Winterweizenserie in einer Anzahl von 11 Pflanzen auf 535 Individuen gefunden;

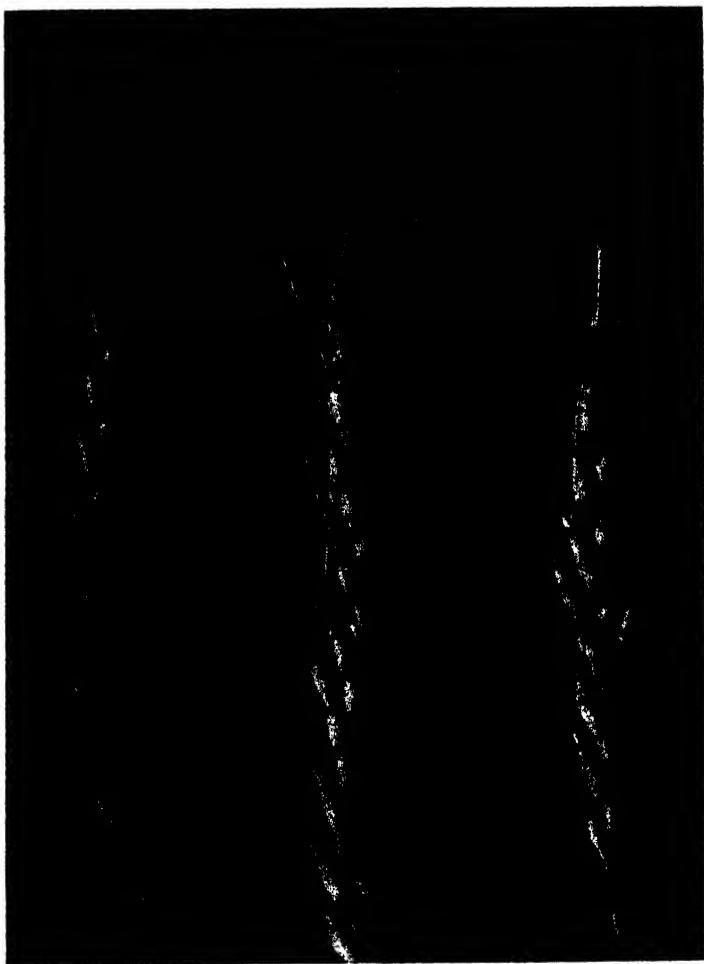


Fig. 18. Langverzweigte Ähren.

in der zweiten Generation der Sommerweizenserie ein solches Individuum auf 171. In den späteren Generationen wurden sie zahlreicher. Langverzweigte Ähren sind nur auf konstanten Spelzpflanzen, nie auf *vulgare*- und wahrscheinlich auch nicht auf Heterozygoten-Pflanzen zum Vorschein gekommen. In drei Fällen, Nr. 226, 229 und 231—



1924 (siehe Tab. 5), wo *Spelta* und Heterozygoten nicht sicher von einander getrennt werden konnten, wäre es ja möglich, dass die verzweigten Pflanzen Heterozygoten sind. Wenn es sich so verhielte, wären dies doch Ausnahmefälle. Dieses Auftreten der langverzweigten Ähren nur an konstanten Spelzpflanzen ist vielleicht von der ährenverlängernden Wirkung des Spelfaktors auf den Ährchenstammteil abhängig, was BOSHAKIAN (1922) feststellen konnte. Man könnte sich denken, dass ohne diese Wirkung des homozygotischen Spelfaktors eine weitere Verlängerung des Stammteiles bis zu einem Langzweig unmöglich wäre. In der *Spelta*-Elternsorte der Sommerweizenserie habe ich 1923 ein langverzweigtes Individuum gefunden, das aber, 1924 ausgesät, nur unverzweigte Pflanzen (29 Stück) ergeben hat. Im letzten Jahre wurden wieder in einer anderen Linie derselben Sorte 2 langverzweigte Pflanzen gefunden. Im Winterspelz wurde der Typus aber nie beobachtet. Aus demselben Grund wie der, welcher hinsichtlich des Entstehens der kurzverzweigten Ähren hervorgehoben wurde, hat man auch hier immer eine geringere Zahl langverzweigter Pflanzen zu erwarten als theoretisch möglich ist. An einer langverzweigten Pflanze findet man nämlich eine oder einige verzweigte Ähren, während die anderen normal sind; nur sehr selten sind alle Ähren einer Pflanze langverzweigt.

Ich habe ein paar kleine Versuche über die Einwirkung des Milieus auf die Entstehung langverzweigter Ähren ausgeführt. Wie aus Tabelle 6 ersichtlich ist, haben die verzweigten Pflanzen eine durchschnittlich bedeutend höhere Anzahl Halme pro Pflanze als die nichtverzweigten. Eine Ausnahme hiervon bildet nur Nr. 174—1924, wo das Verhältnis umgekehrt ist. Der Unterschied zwischen den beiden Kategorien ist aber hier ziemlich gering und ausserdem habe ich bezüglich dieser Parzelle notiert, dass sie besonders arm und schlecht ausgebildet war. Ich bin nun der Ansicht, dass der allgemeine Überschuss an Halme pro Pflanze bei den verzweigten Individuen davon kommt, dass diese Pflanzen besonders kräftig und von den Verhältnissen im Bestand begünstigt sind. Solche Pflanzen sollten also öfter Langverzweigungen geben als schwächliche und in ungünstigem Milieu entwickelte. Wenn nun diese Annahme richtig ist, ist es ja leicht zu erklären, warum gerade Nr. 174, die so schwach aussah, nicht den gewöhnlichen Unterschied der Halmezahlen zeigen konnte.

Die Vermutung, dass im Bestand besonders begünstigte Pflanzen öfter als die anderen verzweigte Ähren ausbilden, wird auch durch die Beobachtung gestützt, dass die Randpflanzen der Parzellen öfter als die

TABELLE 5. Langverzweigung.

F <sub>2</sub>		F <sub>3</sub>				F <sub>4</sub>			
Mutterpflanzen		Nr.	Zahl der Spelz-pflanzen	Zahl der ver-zweigten Pflanzen	Mutterpflanzen		Nr.	Zahl der Spelz-pflanzen	Zahl der ver-zweigten Pflanzen
Spelz-Konstitution	Verzweigung				Spelz-Konstitution	Verzweigung			
Sommerweizenserie									
ss	verzweigt	47 1923	43	40	ss	verzweigt	179 a—1924	70	31
					ss	nicht verzw.	179 b „	69	4
					ss	„ „	2— „	32	6
sS	nicht verzw.	1 1923	14	2	sS	„ „	3— „	9	1
					ss	„ „	7 „	20	3
					sS	„ „	8 „	15	2
					sS	„ „	9 „	4	1
ss	„ „	3 „	41	4					
ss	„ „	6— „	36	1					
sS	„ „	12 „	5	—	ss	nicht verzw.	57 1924	32	4
sS	„ „	13 „	9 <sup>1</sup>		ss	„ „	59 „	23	1
ss	„ „	16— „	28	3	ss	„ „	64— „	55	1
					ss	„ „	78— „	53	3
					ss	— „	79 „	39	14
sS	„ „	26— „	17 <sup>1</sup>	1	ss	nicht „	117— „	19	2
					ss	„ „	118— „	44	1
sS	„ „	27— „	14 <sup>1</sup>	4	sS	„ „	119 „	13	1
sS	„ „	28— „	13		sS	„ „	121— „	17	4
sS	„ „	33 „	12	1	ss	— „	122— „	42	12
sS	„ „	34— „	10	2	ss	nicht „	126— „	17	1
					sS	„ „	143 „	10	2
sS	„ „	35— „	19 <sup>1</sup>	5	ss	„ „	148 „	46	5
					ss	— „	149 „	39	12
sS	„ „	42— „	13	—	sS	nicht „	150— „	13	2
					ss	— „	151 „	72	17
sS	„ „	43— „	17	4	sS	nicht „	164— „	11	1
					sS	„ „	170 „	5	2
sS	„ „	43— „	17	4	ss	„ „	171— „	27	9

<sup>1</sup> ss- und sS-Pflanzen könnten in diesen Nummern nicht unterschieden werden. Die mitgeteilten Zahlen in dieser Kolonne sind durch Division der Zahl der ss + sS-Pflanzen mit 3 ermittelt.

F <sub>2</sub>		F <sub>3</sub>						F <sub>4</sub>		
Mutterpflanzen		Nr.	Zahl der Spelz- pflanzen	Zahl der ver- zweigten Pflanzen	Mutterpflanzen		Nr.	Zahl der Spelz- pflanzen	Zahl der ver- zweigten Pflanzen	
Spelz- Konstitution	Verzweigung				Spelz- Konstitution	Verzweigung				
Sommerweizenserie										
sS	nicht verzw.	44—1923	8	4	ss	— verzw.	176—1924	101	20	
ss	» »	45— »	44	14	ss	nicht »	177— »	51	2	
					ss	— »	178— »	12		
ss	» »	48— »	47 <sup>1</sup>	3	ss	— »	183— »	79	1	
sS	» »	51— »	6	1	sS	nicht »	189— »	15	1	
					sS	» »	190— »	20	3	
sS	» »	54— »	18	3	ss	— »	195— »	23	—	
Winterweizenserie										
ss	verzweigt	215 a—1924	30	23	—	—	—	—	—	
ss	»	215 b— »	27	20	—	—	—	—	—	
ss	»	236— »	35	19	—	—	—	—	—	
ss	»	237— »	34	24	—	—	—	—	—	
sS	nicht verzw.	210— »	34	16	—	—	—	—	—	
sS	» »	211— »	30	6	—	—	—	—	—	
ss	» »	213— »	60	16	—	—	—	—	—	
sS	» »	224— »	24	8	—	—	—	—	—	
sS	» »	225— »	23	4	—	—	—	—	—	
sS	» »	226— »	21 <sup>1</sup>	5	—	—	—	—	—	
sS	» »	227— »	24	3	—	—	—	—	—	
sS	» »	229— »	26 <sup>1</sup>	17	—	—	—	—	—	
sS	» »	231— »	15 <sup>1</sup>	3	—	—	—	—	—	

inneren Pflanzen verzweigt sind. Um dieses Verhältnis näher zu studieren hatte ich 1924 9 Parzellen mit Saatgut von verzweigten und nicht verzweigten Pflanzen in verschiedenen Reihenweiten und mit verschiedenen Entfernungen zwischen den Pflanzen in den Reihen besät (Nr. 177 a—e, 178 a—d). Die Versuche sind aber schlecht geraten, weil die Parzellen beschädigt wurden, sodass sich nur wenige Pflanzen mit voll ausgebildeten Ähren entwickelten. Ein weiteres Indizium für die Richtigkeit meiner Annahme ist aber das in der Regel bedeutend

<sup>1</sup> Siehe Fussnote S. 37.

höhere Prozent langverzweigter Pflanzen in den Parzellen der Winterweizenserie, wo solche vorhanden sind, im Vergleich zu den entsprechenden in der Sommerweizenserie. Die Winterweizenserie, die im Hause in Kästchen aufgezogen und später auf das Feld verpflanzt wurde, wurde nämlich mit 10 cm Pflanzenentfernung ausgepflanzt, während die entsprechende Entfernung in der Sommerweizenserie nur 5 cm war. Die Reihenweite ist in den beiden Serien dieselbe gewesen. Selbstverständlich sind die beiden Serien nicht direkt vergleichbar; ich wollte aber den obengenannten Umstand erwähnen.

Ein anderer kleiner Versuch deutet auch in dieselbe Richtung. In Nr. 236 und 237—1924 (siehe Tab. 6) habe ich das mittlere Pflanzengewicht der verzweigten und nicht verzweigten Pflanzen festgestellt; in jener Parzelle betrug es bei den verzweigten 27,6 g, bei den nicht verzweigten 12,5; in dieser 19,2 resp. 15,0 g.

Da es mir schien als ob die langverzweigten Pflanzen lockerer ährig seien als die anderen, habe ich zur Feststellung dessen einige Bestimmungen der mittleren Ähreninternodienlängen ausgeführt. Wie aus Tabelle 6 ersichtlich, ist es aber nicht gelungen sichere Verschiedenheiten hinsichtlich dieser Längen festzustellen. Da die Variation der Ährendichte innerhalb konstanter *Spelta* gewöhnlich relativ unbedeutend ist, war diese Lage der Dinge nicht unerwartet. Um sichere Zahlen zu bekommen muss man ohne Zweifel ein viel grösseres Material untersuchen.

Wir haben nun die grosse, ja ausschlaggebende Bedeutung des Milieus für die Ausbildung des Merkmals Langverzweigung gesehen und gefunden, dass ungünstige Verhältnisse im Bestand sicher recht oft bei zahlreichen Individuen, die sonst die genetischen Bedingungen besitzen, das phänotypische Hervortreten des Merkmals ganz verhindern können. Nach diesen Erfahrungen müssen wir natürlich bei der Bewertung der Spaltungszahlen sehr vorsichtig vorgehen. Dass das Merkmal vererbt wird, ist ja beim ersten Blick auf Tabelle 5 ersichtlich. Die verzweigte  $F_2$ -Pflanze 47—1921 hat ja z. B. in  $F_3$  (Nr. 47—1923) von 43 Pflanzen 40 verzweigte ergeben und eine dieser letztgenannten hat wieder in  $F_4$  (Nr. 179 a—1924) von 70 Pflanzen 31 verzweigte ergeben, während die meisten  $F_2$ -Pflanzen,  $F_3$ - und  $F_4$ -Linien überhaupt keine verzweigten gehabt haben. Aus den Spaltungszahlen der  $F_2$  lassen sich wohl kaum sichere Schlüsse auf die Genetik dieses Verzweigungstypus ziehen, sie deuten aber auf eine ziemlich komplizierte Spaltung hin. In dieselbe Richtung deuten wohl auch die beiden  $F_3$ -Parzellen, die aus der Nr. 47—1923 mit 40 verzweigten von 43

**TABELLE 6.** *Langverzweigung der Ähren, Zahl der Halme pro Pflanze und mittlerer Ährchenabstand in homozygotischen Spelzpflanzen einiger F<sub>1</sub>-Parzellen der Sommerweizenserie und F<sub>3</sub>-Parzellen der Winterweizenserie.*

Nr. 1924	Verzweigt	Normal	Verzweigt	Normal	Verzweigt	Normal
	Zahl der Pflanzen	Zahl der Pflanzen	Mittelzahl der Halme pro Pfl.	Mittelzahl der Halme pro Pfl.	Mittlerer Ährchenabstand	Mittlerer Ährchenabstand
79	14	25	6,80	3,80	5,71 ± 0,014	5,28 ± 0,009
122	12	30 <sup>1</sup>	5,75	3,23	5,71 ± 0,014	5,50 ± 0,012
151	17	55	5,34	4,78	5,56 ± 0,018	5,92 ± 0,010
176	20	81	5,10	3,00	5,75 ± 0,016	5,24 ± 0,007
179 a	31	39	5,08	4,54	5,09 ± 0,012	5,51 ± 0,012
179 b	4	65	6,91	3,58	5,50 ± 0,018	4,91 ± 0,009
174	9	18	5,11	6,00	6,21 ± 0,024	5,67 ± 0,011
236	19	16	7,30	3,61	5,53 ± 0,025	5,35 ± 0,012
237	24	11	5,12	3,90	5,75 ± 0,020	5,36 ± 0,030
213	16	44	5,34	4,19	5,68 ± 0,014	5,44 ± 0,013
215 a	23	7	6,17	5,61	5,87 ± 0,017	5,50 ± 0,030
215 b	43	14	4,30	3,99	5,54 ± 0,013	5,75 ± 0,028

Pflanzen stammen; die eine, 179 a, stammt von einer verzweigten, die andere, 179 b, von einer nicht verzweigten Mutterpflanze. 179 a hatte unter 70 Pflanzen 31 verzweigte ergeben, 179 b dagegen unter 69 nur 4. Da sie unter ganz gleichartigen äusseren Verhältnissen angebaut wurden, ist kaum anzunehmen, dass sie durch verschiedenes Milieu nennenswert beeinflusst wurden. Nr. 47—1923, die man sonst hinsichtlich dieses Merkmals zunächst für konstant halten möchte, ist also doch wahrscheinlich spaltend. Wenn dies aber zutrifft, kann man von keiner der anderen Linien der Tabelle zu behaupten wagen, dass sie bezüglich der Langverzweigung homozygotisch sind. Jetzt begonnene Untersuchungen sämtlicher übrigen Individuen von Nr. 47—1923 werden diese Frage beantworten. Was aber konstatiert werden kann, ist dass verzweigte Individuen viel öfter in den Nachkommenschaften verzweigter Pflanzen als in solchen nichtverzweigter vorkommen.

Wenn wir nun annehmen, dass die Langverzweigung rezessiv ist, sollten ja alle Individuen, die von verzweigten Pflanzen herkommen,

+ eine Pflanze mit gegabelter Rachis.

in betreffender Hinsicht genetisch gleich konstituiert und homozygotisch sein. In der Sommerweizenserie sind von diesen durchschnittlich 21,2 % verzweigt gewesen; in der Winterweizenserie 40,6 %. (Siehe Tab. 5.) Die Mutterpflanzen der anderen Linien, die Langverzweigungen ergeben haben, müssen dann wohl Heterozygoten + solchen Rezessiven gewesen sein, bei denen die Ausbildung des betreffenden Merkmals durch das Milieu verhindert wurde. Läge nun monohybride Spaltung vor, sollte man in den Nachkommenschaften der nicht verzweigten Pflanzen, die in der nächsten Generation verzweigt ergeben haben, ungefähr ein Viertel solcher wie in den Nachkommenschaften verzweigter Pflanzen finden. In der Sommerweizenserie ist dieses Prozent 10,3, berechnet 5,3; in der Winterweizenserie 23,4, berechnet 10,2; in beiden Fällen also ungefähr das Doppelte, weshalb diese Erklärungsweise wohl ausser Acht gelassen werden kann. Wirken aber bei der Spaltung mehrere rezessive Faktoren mit, muss beachtet werden, dass, da man immer mit zu wenig verzweigten Pflanzen rechnen muss, schon eine 15 : 1-Spaltung nur sehr selten und eine 63 : 1 nur ausnahmsweise konstatiert werden kann. Die Sache wird ausserdem noch dadurch kompliziert, dass ich bei der einen Eltern-Sorte einzelne Langverzweigungen gefunden habe. Die Frage der Vererbung dieser Anomalie wird wohl am besten bis auf weiteres offen gelassen.

Beim Gedanken an die Verzweigungstypen drängt sich die Frage auf, ob nicht Kurz- und Langverzweigung dieselbe, vom Spelzfaktor aber verschieden beeinflusste Erscheinung sei. Man findet nämlich den einen Typus nur bei reinem *Spelta*, den anderen bei reinem *vulgare* und in seltenen Fällen auch bei *sS*-Heterozygoten. Diese Möglichkeit kann einerseits nicht ganz geleugnet werden, andererseits sollte man aber dann in den in bezug auf den Spelzfaktor spaltenden Linien, die viele Verzweigungen des einen Typus ergeben, auch viele des anderen finden. Die Ausspaltung der beiden Formen sollte in den Nachkommenschaften der *sS*-Heterozygoten so zu sagen parallel verlaufen. Dies scheint aber in der Regel nicht der Fall zu sein, was auch aus Tab. 4 und 5 hervorgeht. Die einzigen Nummern, bei denen man sich eine solche Deutung denken könnte, sind 35, 48—1923 und 121—1924. Das hier vorhandene Zusammentreffen der beiden Typen in denselben Parzellen kann ja eben so gut zufällig sein, sodass der Beweis nicht als ausschlaggebend angesehen werden kann.

## ÄHRCHENVERDOPPELUNGEN.

In der Literatur sind drei Sorten von Ährchenverdoppelungen beschrieben, von denen ich in meinem Material zwei Sorten gefunden habe. Die eine wird dadurch charakterisiert, dass bei einem oder mehreren Nodi einer Ähre ausser dem normalen Ährchen noch ein oder zwei andere *neben* diesem ausgebildet werden. Angaben über Beobachtungen solcher Verdoppelungen bei *Triticum vulgare* finden sich bei PERCIVAL (1921), PENZIG (1922), KOERNICKE-WERNER (1885), welch letzterer erwähnt, dass die Anomalie auf einen grösseren oder kleineren Teil der Nachkommenschaft vererbt wird, und bei *Triticum durum* von COFFMAN (1924), der gefunden hat, dass sie unmittelbar konstant waren und ihre Entstehung durch eine rezessive Mutation erklärt. Diese Art von Ährchenverdoppelungen habe ich im Jahre 1923 ein Mal in der  $F_3$  der Sommerweizenserie beobachtet (Nr. 51—1923, Pfl. 28). Diese Pflanze wurde im folgenden Jahr aus Versehen nicht ausgesät, aber neue solche wurden in einer Anzahl von ungefähr 10 sowohl in der Sommer- wie Winterweizenserie in diesem Jahre angetroffen. Über ihre Genetik kann natürlich noch nichts mitgeteilt werden.

Zwei bis drei *über einander* orientierte Ährchen auf demselben Nodus wurden von KOERNICKE-WERNER (1885), MAYER GMELIN (1917), MEUNISSIER (1918), PERCIVAL (1921), VAVILOV (1923) und KAJANUS (1924) beschrieben. Von solchen »superponierten« Ährchenverdoppelungen gibt es nun wieder zwei Sorten, teils solche, wo das überzählige Ährchen dem Normalen parallel orientiert ist und teils solche, wo »die Breitenflächen der Adventivährchen diejenigen der normalen Ährchen kreuzen« (KAJANUS 1924). Im allgemeinen kann man aus den Veröffentlichungen nicht entnehmen, welche Sorte der betreffende Verfasser beschrieben hat. Doch hat PERCIVAL beide Sorten gefunden, die erste doch öfter, und KAJANUS nur die letzte. Sowohl KOERNICKE-WERNER und PERCIVAL wie KAJANUS geben an, dass die Anomalie erblich sei und zwar rezessiv (KAJANUS), wenn sie auch in hohem Grade von der Einwirkung äusserer Faktoren abhängig ist. Am häufigsten ist nur ein einziges überzähliges Ährchen vorhanden, welches meistens steril und mehr oder weniger zurück und nach unten gebogen ist. Mitunter können aber beide Ährchen fertil und normal sein und sogar im Fall wo drei Ährchen auf demselben Nodus unter einander vorkommen, können alle fertil sein. Für diese Abnormität gilt dasselbe wie für die verzweigten Formen, dass an einer Pflanze selten mehr als

eine oder ein paar Ähren mit der Abnormität gefunden werden, während die anderen normal sind.

Die überzähligen Ährchen können oft ganz rudimentär sein (Siehe Fig. 19 unten) und bestehen dann nur aus einer deformierten Hüllspelze. Wenn sie aber etwas grösser sind, kommt eine interessante Tatsache zum Vorschein, dass nämlich diese unpaarige Hüllspelze beiden Hüllspelzen des normalen Ährchens entspricht. Sie bedeckt die ganze äussere Seite des Ährchens und umfasst mit ihren Rändern, die stark nach innen gebogen sind, die Blüten. Oben ist die Hüllspelze mit einem Einschnitt versehen und je grösser das Ährchen und damit die Hüllspelze ist, je tiefer wird dieser Einschnitt. Wenn das Ährchen drei Blüten trägt, ist die Hüllspelze immer in zwei selbstständige Teile geteilt, sodass man hier ganz wie bei den normalen Ährchen zwei Hüllspelzen findet. Allem Anschein nach werden also die Hüllspelzen von Anfang an als eine unpaarige Bildung angelegt, die erst später halbiert wird. Über die Anlage der Hüllspelzen habe ich keine Literaturangaben gefunden und kann also meine Annahme vor dem Ausführen embryologischer Untersuchungen nicht weiter stützen.



Fig. 19. Oben: Zwei Ähren mit Ährchenverdoppelungen. Unten: Überzählige Ährchen in verschiedenen Graden der Reduktion. Obs.! Die unpaarige Hüllspelze!

In meinem Material habe ich von superponierten Ährchenver-



**TABELLE 7.  $F_3$  der Sommerweizenreihe.**

Mittl. Ähr- chenab- stand												
8,25			7,50			6,75			6,00			5,25
Nr. 1924	Zahl der Pfl.	Verdoppel.		Zahl der Pfl.	Verdoppel.		Zahl der Pfl.	Verdoppel.		Zahl der Pfl.	Verdoppel.	
		Pfl.	%		Pfl.	%		Pfl.	%		Pfl.	%
1	—	—	—	1	0	0	2	0	0	4	0	0
2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
7	—	—	—	—	—	—	1	0	0	3	0	0
10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	0	0
12	1	0	0	—	—	—	1	0	0	1	0	0
13	—	—	—	—	—	—	2	0	0	1	0	0
15	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
17	1	0	0	—	—	—	2	1	50,0	6	1	16,7
19	—	—	—	2	0	0	12	1	8,3	4	0	0
24	2	0	0	—	—	—	7	0	0	16	0	0
25	—	—	—	1	0	0	—	—	—	3	0	0
26	—	—	—	5	0	0	9	0	0	7	0	0
27	1	0	0	1	0	0	7	0	0	6	0	0
28	—	—	—	—	—	—	4	0	0	7	0	0
29	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
30	—	—	—	—	—	—	2	0	0	4	0	0
32	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
33	—	—	—	1	0	0	4	0	0	8	0	0
34	—	—	—	—	—	—	1	0	0	7	0	0
35	1	0	0	3	0	0	9	0	0	13	0	0
37	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
41	2	1	50,0	1	0	0	7	1	14,3	6	1	16,7
42	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	0	0
43	—	—	—	1	0	0	4	0	0	10	0	0
44	1	0	0	—	—	—	3	0	0	1	0	0
45	1	0	0	2	1	50,0	12	1	8,3	13	0	0
48	3	0	0	12	0	0	6	2	33,3	48	2	4,2
49	4	0	0	2	0	0	10	2	20,0	5	1	20,0
50	1	0	0	3	0	0	2	0	0	9	0	0
51	—	—	—	—	—	—	1	0	0	3	0	0
54	—	—	—	1	0	0	—	—	—	12	0	0
	18	1	5,6	36	1	2,7	108	8	7,4	200	5	2,5

*Ährendichte und Ährchenverdoppelungen.*

5,25			4,50			3,75			3,00			2,25			1,50		
Zahl der Pfl.	Verdoppel. Pfl.	%	Zahl der Pfl.	Verdoppel. Pfl.	%	Zahl der Pfl.	Verdoppel. Pfl.	%	Zahl der Pfl.	Verdoppel. Pfl.	%	Zahl der Pfl.	Verdoppel. Pfl.	%	Zahl der Pfl.	Verdoppel. Pfl.	%
18	0	0	12	0	0	14	0	0	2	1	50,0		—	—		—	—
4	1	25,0	5	1	20,0	13	6	46,2	41	23	56,1	3	3	100,0		—	—
	—	—	3	1	33,3	17	17	100,0	14	14	100,0	7	7	100,0		—	—
1	0	0	11	0	0	20	3	15,0	13	5	38,5		—	—		—	—
20	5	25,0	14	3	21,4	1	0	0		—	—		—	—		—	—
2	0	0	12	0	0	22	5	22,7	1	0	0	1	0	0		—	—
2	0	0	3	0	0	6	2	33,3	5	1	20,0	2	2	100,0		—	—
8	0	0	16	0	0	7	1	14,3		—	—		—	—		—	—
	—	—		—	—	6	6	100,0	3	3	100,0	1	1	100,0		—	—
6	0	0	13	4	30,8	3	2	66,7	3	3	100,0		—	—		—	—
	—	—		—	—		—	—		—	—		—	—		—	—
17	0	0	19	0	0	7	0	0	13	0	0	6	1	16,7		—	—
12	0	0	5	0	0	10	1	10,0	2	0	0		—	—		—	—
16	1	6,3	8	0	0	9	0	0	6	2	33,0		—	—		—	—
11	0	0	20	2	10,0	8	3	37,5	1	1	100,0		—	—		—	—
6	0	0	8	1	12,5	4	2	50,0	1	0	0	7	3	49,9		—	—
	—	—		—	—	3	1	33,3	11	8	72,7	20	17	85,0		—	—
6	1	16,7	4	1	100,0	9	9	100,0	4	4	100,0	7	7	100,0		—	—
	—	—	11	0	0	24	7	29,2	10	5	50,0	8	7	87,5		—	—
11	0	0	7	0	0	5	0	0	4	0	0	1	1	100,0		—	—
7	0	0	13	0	0	14	0	0	6	1	16,7		—	—		—	—
19	0	0	18	0	0	10	1	10,0		—	—		—	—		—	—
	—	—	1	0	0	6	0	0	18	7	38,9	10	6	60,0		—	—
8	2	25,0	15	6	40,0	9	4	44,4	4	4	100,0		—	—		—	—
9	1	11,1	8	0	0	18	3	16,7	16	6	37,5	10	10	100,0		—	—
10	2	20,0	14	1	7,1	23	5	21,7	5	2	40,0	1	1	100,0		—	—
3	0	0	7	0	0	5	0	0	4	2	50,0	2	1	50,0		—	—
9	1	11,1	6	2	33,3	1	1	100,0		—	—		—	—		—	—
86	10	11,6	29	12	41,4	4	1	25,0		—	—		—	—		—	—
1	0	0	1	0	0		—	—	3	3	100,0		—	—		—	—
11	0	0	1	0	0	1	1	100,0	5	2	40,0		—	—		—	—
5	0	0	8	0	0	4	1	25,0	6	2	33,3	2	1	50,0		—	—
7	1	14,3	9	1	11,1	12	1	8,3	5	2	40,0	6	3	50,0		—	—
317	25	8,0	301	40	13,3	295	83	28,1	209	101	48,3	94	72	76,6		—	—

doppelungen nur den dem normalen Ährchen parallel orientierten Typus gefunden (Fig. 13 und 19). Dieser ist in der  $F_2$  beider Serien zum Vorschein gekommen, in der Winterweizenserie 2 Individuen von 535, in der Sommerweizenserie 2 von 171. Zweimal habe ich Ährchenverdoppelungen dieser Art beim Sammtweizen, niemals beim Panzerweizen II oder den *Spelta*-Elternsorten gefunden. Dagegen ist sie in anderen Weizensorten wie z. B. Svalöfs Ritterweizen sehr häufig. In der dritten Generation der Sommerweizenserie sind diese Ährchenverdoppelungen sehr verbreitet gewesen und traten hier bei allen möglichen Formen auf. Es ist mir aber gleich aufgefallen, dass die Anomalie häufiger bei dichtährigen als bei lockerährigen Pflanzen gefunden wurde. In der Tabelle 7 habe ich alle  $F_3$ -Familien, die überhaupt solche Verdoppelungen gezeigt haben, zusammengestellt und nach dem mittleren Ährchenabstand mit Angabe der Zahl und des Prozents Individuen mit dieser Abnormität auf verschiedene Klassen verteilt. Hierbei hat sich ergeben, dass die Prozentzahl mit wenigen und unbedeutenden Ausnahmen innerhalb jeder Familie immer von den lockeren bis zu den dichteren Ährenklassen steigt. Wo wesentliche Abweichungen vorhanden zu sein scheinen, ist die Individuenzahl der betreffenden Klasse immer gering. Die Prozente der Summen der respektiven Klassen weisen eine ähnliche gleichmässige schrittweise Steigerung auf. Es liegt offenbar eine direkte Korrelation zwischen der Ährendichte und dem Prozent Pflanzen mit der Anomalie vor.

Die bezüglichen Ährchenverdoppelungen kommen, teilweise wenigstens aus diesem Grunde, hauptsächlich an *vulgare*- und sS-Heterozygotpflanzen vor, am oftsten aber an *vulgare*-, und in einzelnen Fällen an konstanten Spelzpflanzen (Nr. 45—1923, 6 Pfl., die das nächste Jahr ausgesät wieder eine solche Pflanze gab, Nr. 178 b—1924; 41—1923, 1 Pfl.; 54—1923, 1 Pfl. und Nr. 176—1924, 1 Pfl.) (Siehe Tab. 16). In einer Parzelle der  $F_3$  der Sommerweizenserie, Nr. 15, mit zwar nur 10 Pflanzen hatten alle diese Ährchenverdoppelungen und die 3 Parzellen, die ihr in dieser Hinsicht am nächsten stehen, Nr. 4, 29 und 37, sind ebenso wie jene ziemlich dichtährige konstante *vulgare*-Formen gewesen. — Das Merkmal wird zweifelsohne rezessiv vererbt. Dies geht teils daraus hervor, dass alle wirklich dichtährigen (mittl. Ährchenabstand c:a 2 mm) Sippen, die aus Pflanzen mit Ährchenverdoppelungen stammen, immer ein sehr hohes Prozent solcher Pflanzen haben oder sogar in der betreffenden Hinsicht konstant sind. Teils wird dies auch daraus ersichtlich, dass die  $F_1$  der Kreuzung rezessiver *compactum* ohne  $\times$  rezessiver *compactum* mit dieser Ährchenver-

doppelung keine Ährchenverdoppelungen hat. Diese Kreuzung wurde 1923 ausgeführt und ihre  $F_2$  soll im kommenden Sommer analysiert werden.

Allem Anschein nach können nur konstant sehr dichtährige Sippen, die unter guten Ernährungsbedingungen wachsen, konstant diese Ährchenverdoppelungen tragen. Studiert man Tabelle 16 und 17 näher, wird dies deutlich ersichtlich. Die Kolonnen der Ährchenverdoppelungen beziehen sich nur auf diese Art von Verdoppelungen. Mutterpflanzen, die solche Anomalien getragen haben, werden mit einem »Dop.« in der betreffenden Kolonne bezeichnet. In den Nachkommen-schaften der Dop.-Pflanzen der Nr. 4—1923, Nr. 13—24—1924, finden wir z. B. eine relativ hohe Zahl von Dop. in 13 und 15, die verglichen mit 14 sehr dichtährig sind. Letztere ist etwas lockerer ährig. In Nr. 16 sind die Pflanzenentfernungen verdoppelt gewesen und hier sind auch alle Pflanzen (41) Dop. Nr. 21 wurde in derselben Weise gesät und hat auch eine relativ grössere Dop.-Zahl als die ebenso dichtährige 14. Nr. 54 und 60—1924 stammen aus zwei zusehends gleichen Schwesterpflanzen. Die dichtährigen *vulgare*-Pflanzen der beiden Nummern sind sämtlich Dop., während die *sS*-Heterozygoten ein höheres Dop.-Prozent in Nr. 60, wo der mittl. Ährchenabstand kleiner ist, als in Nr. 54, wo dieser Abstand grösser ist, zeigen. Die Nachkommen-schaft von 15—1923, die aus 10 Dop.-Pflanzen bestand, ist nicht besonders dichtährig und darum auch nicht konstant Dop. Nr. 84 und 86—1924 sind ziemlich dichtährig und haben deshalb ein hohes Dop.-Prozent. Dasselbe gilt auch von Nr. 30—1923, 132—137 und 139—1924, wo sogar die *sS*-Heterozygoten so dicht sind, das sie konstant Dop. sein können. Auch Nr. 157—163—1924 zeigen ähnliche Verhältnisse. Noch viele weitere Beispiele könnten sowohl aus der Sommerweizenserie (Tab. 16) wie aus der Winterweizenserie (Tab. 17) angeführt werden.

Nicht nur die Frequenz der Dop.-Pflanzen im Bestand sondern auch die Frequenz der Ährchenverdoppelungen an den einzelnen Pflanzen ist von der Ährendichte und den Ernährungsverhältnissen abhängig. Dies könnte ja schon a priori erwartet werden. Die Zahl der Verdoppelungen pro Pflanze ist z. B. in Nr. 132—1924 in den dichtährigen *vulgare*-Pflanzen durchschnittlich 6,<sup>52</sup>, in den etwas lockerer ährigen *sS*-Heterozygot-Pflanzen 2,<sup>83</sup> und in den *Spelta*-Pflanzen 0. Die entsprechenden Zahlen der Nr. 133—1924 sind 4,<sup>47</sup>, 2,<sup>53</sup> und 0 resp. und der Nr. 135—1924 5,<sup>65</sup>, 4,<sup>00</sup> und 0 resp. In Tabelle 8 wird die Beziehung der Anzahl Halme pro Pflanze zur Anzahl der

Ährchenverdoppelungen pro Ähre in Nr. 20—1924 dargestellt. Eine Tendenz einer Erhöhung dieser mit der Erhöhung jener könnte wohl herausgelesen werden. Dieser Umstand deutet auf eine begünstigende Wirkung guter Ernährungsverhältnisse auf die Ausbildung der Ährchenverdoppelungen.

TABELLE 8. Nr. 20—1924;  $F_4$  der Sommerweizenserie. Zahl der Halme pro Pflanze und Zahl der Ährchenverdoppelungen pro Ähre.

Zahl der Halme	Zahl der Ährchenverdoppelungen pro Ähre	Mittel	Mittel aller Pflanzen mit gleich vielen Ähren
1	0	0,00	0,00
1	0	0,00	
1	0	0,00	
2	5; 0	2,50	2,50
3	1; 1; 0	0,67	0,50
3	1; 0; 0	0,33	
4	1; 1	1,00	1,00
5	1; 1; 0; 0	0,50	0,83
5	3; 1; 0	1,33	
5	1; 1; 0	0,67	
5	2; 1; 1; 0; 0	0,80	
6	4; 0; 0	1,33	0,94
6	2; 1; 1; 0; 0; 0	0,67	
6	2; 1; 1; 1; 0; 0	0,83	
7	5; 4; 3; 0	3,00	3,00
8	6; 4; 3; 3; 3; 2; 1	3,14	3,14
11	7; 5; 4; 4; 3; 3; 3; 3; 2	3,78	3,78
12	5; 2; 2; 2; 1; 1; 1; 1; 0	1,67	1,67

Da wir hinsichtlich dieser Ährchenverdoppelungen, ebenso wie in bezug auf die Verzweigungstypen, im allgemeinen mit einer zu kleinen Zahl ausgespaltener Individuen mit Anomalie rechnen müssen, ist es natürlich sehr schwierig, eine richtige und klare Auffassung vom Verlauf der Spaltung zu erhalten. Die Sache wird noch durch die Wirkung der Ährenlängefaktoren weiter kompliziert. Offenbar sind doch durch die Kreuzungen zwei oder mehrere das Ausbilden dieser Ährchenverdoppelungen begünstigende Faktoren vereint worden. Gewisse  $F_3$ -

Familien sind ja in dieser Hinsicht konstant oder fast konstant gewesen, während die Eltern-Linien der Kreuzungen konstant oder fast konstant »unverdoppelt« sind. Nun haben aber wenigstens in der Sommerweizenserie (Tab. 7) die  $F_3$ -Familien oft ein verschieden hohes Durchschnittsprozent »verdoppelter« Pflanzen, trotzdem sie in dieselben Ährendichteklassen gehören und übrigen unter gleichen Verhältnissen gewachsen sind. Nummer 41 und 45 haben z. B. in allen Klassen ein verhältnismässig hohes Dop.-Prozent u. s. w. Ausser äusseren Faktoren, dem Spelzfaktor und den Ährenlängefaktoren müssen also hier noch weitere Gene, die durch die Kreuzung zusammengeführt worden sind, mitwirken.

Alle oben unter Ährenverzweigungen und Ährenverdoppelungen beschriebenen Anomalien scheinen nach dem Prinzip der umschlagenden Sippen im Sinne DE VRIES' zum Vorschein zu kommen. Man könnte fast sagen, dass sie von der genetischen Konstitution gleich stark abhängig sind als von den äusseren Faktoren. Wenn für ihre Ausbildung die inneren aber nicht die äusseren Voraussetzungen vorhanden sind oder umgekehrt, die äusseren aber nicht die inneren, kommen sie überhaupt nicht zur Entwicklung. Das Umschlagen wird aber mehr oder weniger oft durch die Wirkung und die verschiedene Anzahl der dies fördernden genetischen wie äusseren modifizierenden Faktoren zustande gebracht. Ein Bestand dieser Art befindet sich also immer in einem gewissen Gleichgewichtszustand. Ist der Bestand z. B. dünn, können vielleicht mehr Pflanzen wegen ihrer genetischen Konstitution umschlagen als in einem genetisch identischen Bestand, der dichter ist. Andererseits schlagen vielleicht in einem ebenso dünnen Bestand wie jenem, der eine weniger günstige Genengarnitur hat, nur ebenso viele Individuen wie in dem erwähnten dichteren Bestand um. Man könnte sagen, dass das Umschlagen eine Modifikationswirkung zum Ausdruck bringt, die unterhalb einer gewissen, distinkt markierten Reizschwelle keinen äusseren Ausschlag gibt, aber oberhalb derselben zu einer diskontinuierlichen Veränderung führt. Die Lage der Reizschwelle im Verhältnis zu den äusseren Faktoren kann aber durch die Zahl und verschiedene Wirkung der Gene, die mitspielen, verschoben werden. Dieser ganze Gedankengang ist ja eigentlich nichts anderes als der besonders von BAUR hervorgehobene Satz von den Merkmalen als ein Produkt von Konstitution und Milieu. Ich habe aber, um die Sachlage deutlicher zu machen, den Umstand eingehender erwähnen wollen.

## BEGRÄNNUNG.

In beiden Kreuzungsserien habe ich in  $F_2$  die für Weizen gewöhnliche Spaltung in drei unbegrante : ein begrannt feststellen können:

TABELLE 9.

S e r i e	Spelta + Intermed.		vulgare		Summe
	Unbegrant	Begrant	Unbegrant	Begrant	
Winter.....	285	117	110	23	535
Sommer .....	83	36	39	13	171
Summe	368	153	149	36	706
Zahlenverhältnis	19	8	8	1	36
Berechnet .....	372,61 + 13,26		156,89 + 11,05		156,89 + 11,05
					19,61 + 4,37
					—

TABELLE 10.  $F_3$  und  $F_4$  der Sommerweizenserie. Spelta—vulgare-Spaltung und Begrannung.

Nr. 1923	Spelta + Heteroz.		vulgare			Nr. 1924	Spelta + Heteroz.		vulgare		
	Grannenlos	Begrant	Grannenlos	Begrant			Grannenlos	Begrant	Grannenlos	Begrant	
12	6	10	5	0	Abstossung	65	19	7	10	2	Abstossung
13	19	8	6	1	»	80	41	7	11	4	Koppelung
17	23	3	3	5	Koppelung	85	19	5	4	6	»
22	50	18	20	2	Abstossung	119	32	6	4	3	»
26	44	6	10	5	Koppelung	121	55	11	12	12	»
27	33	10	12	0	Abstossung	144	28	12	12	0	Abstossung
33	27	6	6	2	Koppelung	152	13	3	4	1	»
35	41	16	15	1	Abstossung	162	29	10	7	3	»
41	36	7	7	2	Koppelung	164	31	10	14	3	»
42	33	12	17	1	Abstossung	172	14	7	6	1	»
44	12	8	5	1	»	175	9	6	5	1	»
48	97	45	39	7	»	184	44	22	18	2	»
51	16	7	5	1	»	189	39	10	18	1	»

Sommerweizenserie 122 : 49;  $D/m_k$  1,108, Winterweizenserie 395 : 140;  $D/m_k$  0,624. Auch die von KAJANUS (1923 a) konstatierte Repulsion zwischen  $S$  ( $=s$  in dieser Abhandlung) und  $N$  (Hemmungsfaktor der

Begrannung) wurde durch mein Material bestätigt. Die Tabelle 9 stellt die Beziehung der Begrannung zur *Spelta*—*vulgare*-Spaltung in der zweiten Generation dar. Die Zahlen wurden nach dem gleichen wie von KAJANUS ponierten Zahlenverhältnis, 19 : 8 : 8 : 1, berechnet und werden einem ungefähren Überkreuzungsprozent von 35 % entsprechen. Die Übereinstimmung der gefundenen und berechneten Zahlen ist überall ziemlich gut; nur finden sich etwas zu viel begrannnte *vulgare*-Pflanzen. In der  $F_3$  und  $F_4$  (Tab. 10) habe ich sowohl Spaltungen die eine Repulsion, wie solche, die eine Koppelung andeuten gefunden. Die beiden in Frage kommenden Gene sollen also nach den Anschauungen von MORGAN im selben Chromosom gelegen sein, was, wie schon hervorgehoben wurde, von einer gewissen Bedeutung für die Erklärung der Begrannungs-Pseudo-Isotypie ist.

### BEHAARUNG.

Auch hinsichtlich der Spaltung in behaarte und glatte Hüllspelzen kann ich der Auffassung von KAJANUS (1923 a) beipflichten. In  $F_2$  wurden folgende Spaltungen erhalten, die mit dem Zahlenverhältnis 3 behaarte : 1 glatte in gutem Einklang stehen. Sommerweizenserie

TABELLE 11.

S e r i e	Unbegrannt		Begrannt	
	Behaart	Glatt	Behaart	Glatt
Sommer .....	92	33	37	9
Winter .....	295	100	101	39
Summe	387	133	138	48
Berechnet .....	$397,12 \pm 13,18$	$132,38 \pm 10,37$	$132,38 \pm 10,37$	$44,12 \pm 6,43$

TABELLE 12.

S e r i e	<i>Spelta</i> + Heterozygoten		<i>vulgare</i>	
	Behaart	Glatt	Behaart	Glatt
Sommer .....	92	27	38	14
Winter .....	296	106	100	33
Summe	388	133	138	47
Berechnet .....	$397,12 \pm 13,18$	$132,38 \pm 10,37$	$132,38 \pm 10,37$	$44,12 \pm 6,43$



129 behaarte : 42 glatte;  $D/m_k$  0,136, Winterweizenserie 396 : 139;  $D/m_k$  0,521. Ich habe in Übereinstimmung mit den Ergebnissen von KAJANUS freie Kombination zwischen Behaarung und Begrannung und Behaarung und Spelzmerkmalen gefunden. (Tab. 11 und 12.)

### ÄHRCHENZAHL.

Die Ährchenzahlen pro Ähre für die Eltern-Sorten der Kreuzungen sind durchschnittlich (nach Untersuchungen an je 100 Pflanzen) folgende gewesen: Sommerspelz  $16,89 \pm 0,44$ , Panzerweizen II  $24,32 \pm 0,31$ , Winterspelz  $13,13 \pm 0,34$  und Sammtweizen  $19,16 \pm 0,25$ . Die Spelzsorten scheinen gewöhnlich eine niedrigere Ährchenzahl als die *vulgare*-Sorten zu haben. Die erste Generation der beiden Kreuzungen ist nicht, wie nach den Beobachtungen von KAJANUS (1923 b) erwartet werden konnte, intermediär gewesen, sondern wies eine noch höhere Ährchenzahl als die respektiven *vulgare*-Eltern,  $24,60 \pm 0,73$  und  $20,57 \pm 0,62$  resp., auf.  $F_2$  hat ungefähr gleiche Verhältnisse gezeigt: Sommerweizenserie *Spelta*  $18,23 \pm 0,56$ , sS-Heterozygoten  $22,30 \pm 0,63$  und *vulgare*  $22,36 \pm 0,29$ ; Winterweizenserie *Spelta*  $17,18 \pm 0,38$ , sS-Heterozygoten  $18,25 \pm 0,21$  und *vulgare*  $18,48 \pm 0,34$ .  $F_3$  der Sommerweizenserie hat Folgendes ergeben: *Spelta*  $18,13 \pm 0,37$ , sS-Heterozygoten  $21,76 \pm 0,41$  und *vulgare*  $20,97 \pm 0,91$ . In Tabelle 13 sind Angaben über einige hinsichtlich des Spelzfaktors spaltende  $F_4$ -Parzellen zusammengestellt. Die mittleren Ährchenzahlen für die ss-, sS- und SS-Gruppen sind ausgerechnet und mitsamt ihren mittleren Fehlern in der Tabelle angegeben. Durchschnittlich scheinen die sS-Heterozygoten die höchsten Ährchenzahlen zu haben, wenn auch mehrere Ausnahmen hiervon vorhanden sind. Dieser Umstand ist sehr erstaunenswert, da KAJANUS in seinem reichen Material (1923 b), wenn er die  $F_3$ -Parzellen zusammenstellt und in 3 Gruppen, *Spelta*, spaltende und *vulgare* teilt, in der erstgenannten Gruppe die niedrigste, in der zweiten eine intermediäre und in der dritten die höchste Ährchenzahl bekommt. Er deutet dies so, dass der Spelzfaktor eine Verminderung der Ährchenzahl bewirkt; bemerkt aber ausserdem: »Dass die Eltern sich indessen auch in bezug auf specielle, die Ährchenzahl beeinflussende Gene unterscheiden, geht daraus hervor, dass in  $F_2$ — $F_3$  transgressive Typen vorkamen.« Augenscheinlich trifft seine Deutung für meine Sommerweizenserie nicht zu. Die Durchschnittsährchenzahl der Summe aller  $F_4$ -Spelzpflanzen ( $22,19 \pm 0,15$ ) ist zwar niedriger als diejenige der *vulgare*-Pflanzen ( $22,70 \pm 0,14$ ). Der Unterschied ist aber nicht erheblich und die höhere Ährchenzahl der Summe der Heterozy-

TABELLE 13.  $F_4$  der Sommerweizenreihe. *Spelta*—vulgare-Spaltung und Ährchenzahl.

Nr.	ss	sS	SS	Nr.	ss	sS	SS
1	24,00 $\pm$ 0,71	25,72 $\pm$ 0,79	24,21 $\pm$ 0,55	121	22,64 $\pm$ 0,74	23,11 $\pm$ 0,32	21,67 $\pm$ 0,55
3	21,25 $\pm$ 1,29	27,38 $\pm$ 0,62	24,67 $\pm$ 1,10	123	23,29 $\pm$ 1,45	23,50 $\pm$ 0,50	21,67 $\pm$ 1,72
8	21,83 $\pm$ 0,87	25,09 $\pm$ 0,36	24,40 $\pm$ 0,45	124	21,29 $\pm$ 1,49	23,15 $\pm$ 1,33	21,57 $\pm$ 0,93
9	24,33 $\pm$ 0,86	25,20 $\pm$ 0,65	22,57 $\pm$ 1,35	128	21,00 $\pm$ 1,00	24,82 $\pm$ 0,78	23,50 $\pm$ 2,44
29	20,45 $\pm$ 0,42	22,19 $\pm$ 0,47	22,08 $\pm$ 0,38	132	21,50 $\pm$ 0,80	22,50 $\pm$ 0,44	22,40 $\pm$ 0,98
31	21,29 $\pm$ 1,13	22,29 $\pm$ 0,81	22,56 $\pm$ 1,02	133	21,67 $\pm$ 0,72	22,69 $\pm$ 0,61	22,20 $\pm$ 0,56
32	23,00 $\pm$ 1,15	23,33 $\pm$ 0,34	21,77 $\pm$ 0,66	134	22,00 $\pm$ 1,22	22,58 $\pm$ 0,67	21,50 $\pm$ 2,15
34	22,41 $\pm$ 0,74	23,00 $\pm$ 0,61	23,67 $\pm$ 1,10	135	25,00 $\pm$ 2,45	24,75 $\pm$ 1,21	21,60 $\pm$ 0,59
60	25,00 $\pm$ 1,41	23,50 $\pm$ 0,55	21,00 $\pm$ 1,00	137	21,29 $\pm$ 0,98	23,50 $\pm$ 0,80	22,00 $\pm$ 2,78
61	22,00 $\pm$ 3,67	25,00 $\pm$ 1,31	22,20 $\pm$ 1,40	142 b	25,33 $\pm$ 0,75	24,23 $\pm$ 0,59	21,69 $\pm$ 0,59
63	24,63 $\pm$ 0,73	25,52 $\pm$ 0,67	22,60 $\pm$ 0,73	143	22,40 $\pm$ 0,70	22,43 $\pm$ 0,40	21,33 $\pm$ 0,52
65	23,00 $\pm$ 0,69	23,71 $\pm$ 0,68	22,33 $\pm$ 0,70	144	18,85 $\pm$ 0,69	20,14 $\pm$ 0,39	18,17 $\pm$ 0,31
80	19,75 $\pm$ 0,54	21,40 $\pm$ 0,37	19,83 $\pm$ 0,63	146	20,50 $\pm$ 0,95	18,82 $\pm$ 0,62	19,33 $\pm$ 0,75
83	20,43 $\pm$ 0,59	21,32 $\pm$ 0,38	20,14 $\pm$ 0,44	147	19,36 $\pm$ 0,57	21,47 $\pm$ 0,43	19,67 $\pm$ 0,56
85	19,33 $\pm$ 1,05	20,63 $\pm$ 0,60	19,00 $\pm$ 0,82	150	22,56 $\pm$ 0,75	24,83 $\pm$ 0,48	22,11 $\pm$ 0,77
91	25,00 $\pm$ 0,52	25,79 $\pm$ 0,66	28,08 $\pm$ 0,49	152	25,67 $\pm$ 0,72	24,60 $\pm$ 0,69	23,80 $\pm$ 1,20
92	24,20 $\pm$ 0,63	25,67 $\pm$ 0,54	26,33 $\pm$ 0,86	158	20,18 $\pm$ 0,42	21,73 $\pm$ 0,45	21,47 $\pm$ 0,58
94	24,33 $\pm$ 0,59	25,92 $\pm$ 0,47	26,78 $\pm$ 0,96	162	26,54 $\pm$ 0,81	26,90 $\pm$ 0,58	25,89 $\pm$ 1,30
95	20,00 $\pm$ 0,71	22,66 $\pm$ 0,39	22,00 $\pm$ 1,08	164	23,20 $\pm$ 0,71	23,93 $\pm$ 0,37	21,13 $\pm$ 0,67
98	24,71 $\pm$ 1,09	24,47 $\pm$ 0,47	24,14 $\pm$ 1,16	170	25,00 $\pm$ 2,45	26,81 $\pm$ 0,63	20,67 $\pm$ 0,68
102	25,40 $\pm$ 1,65	24,00 $\pm$ 1,52	21,00 $\pm$ 2,16	172	24,71 $\pm$ 0,59	25,91 $\pm$ 0,57	25,00 $\pm$ 0,77
103	25,33 $\pm$ 0,75	26,26 $\pm$ 0,50	24,67 $\pm$ 0,68	175	22,00 $\pm$ 0,65	22,43 $\pm$ 0,75	19,00 $\pm$ 1,00
104	22,50 $\pm$ 1,81	24,40 $\pm$ 0,67	21,57 $\pm$ 1,33	184	20,48 $\pm$ 0,41	21,22 $\pm$ 0,31	20,50 $\pm$ 0,33
106	19,80 $\pm$ 1,73	21,25 $\pm$ 0,66	19,86 $\pm$ 1,30	187	25,00 $\pm$ 1,41	25,67 $\pm$ 0,70	20,11 $\pm$ 0,84
107	22,33 $\pm$ 1,47	23,67 $\pm$ 3,07	23,67 $\pm$ 0,72	189	21,53 $\pm$ 0,56	22,59 $\pm$ 0,26	21,59 $\pm$ 0,50
108	19,15 $\pm$ 0,51	20,16 $\pm$ 0,35	18,88 $\pm$ 0,34	190	23,67 $\pm$ 0,68	24,43 $\pm$ 0,39	25,00 $\pm$ 0,71
109	23,40 $\pm$ 0,85	24,38 $\pm$ 0,99	24,50 $\pm$ 0,87	196	25,00 $\pm$ 1,15	25,10 $\pm$ 0,42	20,71 $\pm$ 1,42
110	26,33 $\pm$ 0,86	24,83 $\pm$ 0,90	24,20 $\pm$ 1,24	197	25,00 $\pm$ 1,41	25,89 $\pm$ 0,83	21,40 $\pm$ 1,28
119	22,75 $\pm$ 0,86	23,73 $\pm$ 0,46	21,33 $\pm$ 1,05	198 a	22,00 $\pm$ 1,13	21,29 $\pm$ 0,39	20,00 $\pm$ 0,48

TABELLE 14.  $F_3$  der Winterweizenreihe *Spelta*—vulgare-Spaltung und Ährchenzahl.

Nr.	ss	sS	SS
210	17,55 $\pm$ 0,43	18,45 $\pm$ 0,45	18,31 $\pm$ 0,38
211	16,11 $\pm$ 0,59	17,50 $\pm$ 0,44	17,40 $\pm$ 0,44
212	16,89 $\pm$ 0,52	17,92 $\pm$ 0,44	18,76 $\pm$ 0,34
224	16,70 $\pm$ 0,39	18,05 $\pm$ 0,68	17,80 $\pm$ 0,44
225	19,32 $\pm$ 0,81	19,58 $\pm$ 0,66	19,18 $\pm$ 0,66
227	19,67 $\pm$ 0,42	22,14 $\pm$ 0,36	22,50 $\pm$ 0,52

goten ( $23,88 \pm 0,10$ ) passt in diesen Gedankengang gar nicht hinein. Eine dem Spelzfaktor selbst zukommende Wirkung, die eine Verminderung der Ährchenzahl zustande bringt, wird deshalb bestritten. In  $F_2$  der Winterweizenserie (Tab. 14), von der ich bis jetzt nur einige wenige Linien untersuchen konnte, scheinen sich die Verhältnisse mehr denjenigen von KAJANUS beschriebenen zu nähern. Das vorliegende untersuchte Material ist aber viel zu klein um daraus Schlüsse ziehen zu können.

### SOMMER—WINTERWEIZEN-SPALTUNG.

In  $F_2$  der Sommerweizenserie, die wie schon oben erwähnt, Spaltung Sommer—Winterweizen zeigte, wurde diese Spaltung von Dr. ÅKERMAN, Svalöf, untersucht. Die Untersuchung wurde als ein Glied einer grösseren Serie Untersuchungen dieser Spaltungen ausgeführt, die sich hauptsächlich mit Kreuzungsnachkommenschaften von verschiedenen *vulgare*-Sorten beschäftigt hat. Mehrere zweifaktorielle *vulgare*-Sorten wurden festgestellt und die vorliegende Kreuzung wurde ausgeführt um festzustellen, ob es auch zweifaktorielle Spelzsorten gibt. ÅKERMAN fand in  $F_2$  folgende Spaltungen: Nr. 216—1921 89 Sommer- : 10 zweifelhafte : 5 Winterweizen; Nr. 217 11 Sommer- : 2 zweifelh. : 0 Winter-; Nr. 219 94 Sommer- : 9 zweifelh. : 6 Winter-; Nr. 220 20 Sommer- : 0 zweifelh. : 1 Winter- oder summiert 214 Winter- : 21 zweifelh. : 12 Winter-. Die zweifelhaften Pflanzen trugen zwar Ähren, waren aber so spät entwickelt, dass man sie nicht ohne weiteres unter den Sommerweizenpflanzen einreihen konnte. Wahrscheinlich gehören sie doch zum Sommerweizen. 235 ( $214 + 21$ ) : 12 entspricht ja sehr gut einer Spaltung 15 : 1. Theoretisch 231,6 : 15,4.

Im kalten Sommer 1923 bereitete es mir grosse Schwierigkeiten diese Spaltung zu analysieren. Es setzten nämlich viele Pflanzen, deren Nachkommenschaften sich später als konstante Winterweizenpflanzen herausgestellt haben, Ähren an und gaben sogar reife Samen, trotzdem sie im Frühjahr ausgesät wurden. So sind die Nummern 4, 5, 49, 52, 111—116, 129, 169, 192, 193, 194—1924, welche aus Pflanzen stammten, die im Jahre vorher als Sommerweizen gesät und geerntet wurden, in der Tat konstante Winterformen gewesen. Sie setzten erst spät im August einzelne Halme und noch seltener Ähren an, die aber nie zur Reife gelangten. Auch einige andere Nummern, die ungefähr ebenso viele oder mehrere Winter- als Sommerweizenpflanzen hatten, dürften wohl in dieselbe Kategorie einzureihen sein. Die Aufnahme

TABELLE 15. *Spaltung Sommer—Winterweizen in F<sub>4</sub>.*

Nr. 1924	Sommer-	Winter-	Nr. 1924	Sommer-	Winter-	Nr. 1924	Sommer-	Winter-
2	34	10	63	72	3	138	16	2
3	25	6	66	45	15	142 b	35	10
10	20	1	70	35	1	150	56	10
12	8	9	72	67	1	155	71	8
28	40	12	74	21	4	157	15	9
30	68	5	80	66	21	159	40	17
31	73	25	86	14	1	160	20	3
33	22	12	87	19	10	161	14	5
34	49	8	89	25	15	163	42	13
35	16	3	102	30	2	165	63	4
36	34	16	103	47	25	166	25	13
37	49	3	104	30	8	167	37	1
46	15	12	106	69	35	168	38	13
47	56	9	107	15	8	170	29	12
48	31	14	109	32	2	171	48	21
51	92	30	110	24	10	172	30	3
52	48	50	117	19	5	173	41	18
53	13	11	122	43	17	177	53	14
54	25	1	123	39	19	178	53	4
55	11	2	124	32	7	187	29	13
56	13	3	125	25	23	190	78	10
57	41	31	128	30	15	197	25	3
61	26	6	134	31	4	198	59	20
62	22	7	136	10	5			

der Sommer—Winterweizenspaltung dieses Jahres wurde hierdurch natürlich fast unmöglich. So wurden am 16. Juli in der Parzelle 1 48 Sommer- und 20 Winterweizenpflanzen notiert, am 28. August 56 resp. 12; in der Nr. 2  $^{16}/_7$  63 und 12,  $^{28}/_8$  66 und 9; in der Nr. 3  $^{16}/_7$  38 und 16,  $^{28}/_8$  40 und 14; in der Nr. 8  $^{16}/_7$  84 und 35,  $^{28}/_8$  91 und 28. Nr. 11 wurde zuerst als konstanter Winterweizen notiert, im August setzten aber 15 von den 32 Pflanzen Ähren an, wovon 9 zur Reife kamen. Nr. 12 hatte  $^{16}/_7$  16 Sommer- und 7 Winter-,  $^{28}/_8$  20 und 3 resp.; Nr. 24  $^{16}/_7$  96 und 7,  $^{29}/_8$  100 und 3; Nr. 26  $^{18}/_7$  63 und 15,  $^{29}/_8$  71 und 7; Nr. 27  $^{18}/_7$  55 und 21,  $^{29}/_7$  66 und 10; Nr. 30  $^{19}/_7$  46 und 7,  $^{29}/_7$  34 und 3; Nr. 32  $^{17}/_7$  60 und 3,  $^{29}/_8$  62 und 1; Nr. 34  $^{17}/_7$  57 und 8,  $^{29}/_8$  60 und 5; Nr. 35  $^{17}/_7$  73 und 15,  $^{29}/_8$  80 und 8; Nr. 41  $^{17}/_7$  43 und 22,  $^{29}/_8$  45 und 20; Nr. 42  $^{17}/_7$  69 und 1,  $^{29}/_8$  69 und 1. Von diesen müssen wohl alle für 3 : 1-Spaltungen gehalten werden, mit Ausnahme der Nr. 24, 32 und 42 und vielleicht auch der Nr. 30 und 34, die 15 : 1-Spaltungen repräsentieren sollten.

TABELLE 16. Sommerweizenserie. *Spelta—vulgare-*

F <sub>1</sub>				F <sub>2</sub>													
Pflanze Nr.	Phänotypus	Ährchen- abstand	Ährchen- verdoppel.	Nr. 1923	ss				sS				SS				
					Zahl der Pflanzen	Ährchen- abstand		Pflanzen mit Verdopp.	Zahl der Pflanzen	Phänotypus	Ährchen- abstand		Pflanzen mit Verdopp.	Zahl der Pflanzen	Ährchen- abstand		Pflanzen mit Verdopp.
						M	m				M	m			M	m	
1	3	4,46	—	1	16	5,10	0,016	—	27	2	4,32	0,021	—	10	3,01	0,030	1
2	5	3,39	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	66	2,48	0,007	34
4	5	3,00	—	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	41	2,92	0,024	39
7	5	3,48	—	7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	39	4,01	0,019	8
8	3	3,78	—	8	—	—	—	—	64 <sup>1</sup>	1—2	3,80	0,009	—	15	3,09	0,007	—

<sup>1</sup> Bedeutet, dass  $ss$ - und  $sS$ -Pflanzen nicht sicher unterschieden werden konnten.

## Spaltung, Ährchenabstand und Ährchenverdoppelungen.

F <sub>3</sub>			F <sub>4</sub>													
Mutterpflanzen			Nr. 1924	ss				sS				SS				
Phänotypus	Ährchen-abstand	Ährchen-verdopp.		Zahl der Pflanzen	Ährchen-abstand		Pflanzen mit Verdopp.	Zahl der Pflanzen	Phänotypus	Ährchen-abstand		Pflanzen mit Verdopp.	Zahl der Pflanzen	Ährchen-abstand		Pflanzen mit Verdopp.
					M	m				M	m			M	m	
4	3,59	—	1	5	4,55	0,019	—	20	4-5	3,48	0,009	—	15	2,36	0,008	—
1	5,61	—	2	32	5,76	0,014	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3	3,90	—	3	9	4,51	0,022	—	8	3	3,70	0,014	—	10	2,66	0,012	—
1	5,85	—	6	28	5,12	0,007	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1	5,48	—	7	20	5,79	0,010	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2	3,96	—	8	15	5,14	0,017	—	29	2	4,22	0,008	—	13	3,38	0,014	—
4	3,37	—	9	5	4,17	0,006	—	11	3	4,00	0,013	—	6	2,96	0,013	—
5	2,83	—	10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	19	—	—	—
5	2,36	Dopp.	11	—	—	—	—	—	—	—	—	—	31	2,52	0,008	26
5	2,09	»	12	—	—	—	—	—	—	—	—	—	8	—	—	8
5	2,50	»	13	—	—	—	—	—	—	—	—	—	71	2,76	0,005	56
5	3,12	»	14	—	—	—	—	—	—	—	—	—	34	3,61	0,015	9
5	1,94	»	15	—	—	—	—	—	—	—	—	—	25	2,16	0,007	20
5	2,87	»	16	—	—	—	—	—	—	—	—	—	41	3,25	0,006	41
5	2,44	»	17	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6	—	—	3
5	2,03	»	18	—	—	—	—	—	—	—	—	—	8	—	—	8
5	2,26	»	19	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10	—	—	8
5	2,38	»	20	—	—	—	—	—	—	—	—	—	19	—	—	16
5	2,95	»	21	—	—	—	—	—	—	—	—	—	55	3,72	0,006	23
5	2,10	»	22	—	—	—	—	—	—	—	—	—	47	2,28	0,004	40
5	2,00	»	24	—	—	—	—	—	—	—	—	—	39	—	—	34
5	4,63	—	25	—	—	—	—	—	—	—	—	—	42	—	—	—
5	4,13	—	26	—	—	—	—	—	—	—	—	—	43	—	—	—
5	4,78	—	27	—	—	—	—	—	—	—	—	—	42	4,92	0,008	—
5	3,21	—	28	—	—	—	—	—	—	—	—	—	33	3,28	0,009	—
3	4,02	—	29	14	4,67	0,014	—	24	2-3	3,84	0,011	—	14	2,74	0,010	—
5	3,13	—	30	—	—	—	—	—	—	—	—	—	53	—	—	—
2	3,50	—	31	17	4,39	0,022	—	32	3	3,63	0,016	—	17	3,13	0,016	1
2-3	3,69	—	32	16	4,03	0,019	—	11	2-3	3,58	0,015	—	16	2,86	0,011	—
5	3,07	—	33	—	—	—	—	—	—	—	—	—	22	—	—	—
1-2	3,95	—	34	19	4,60	0,011	—	17	2	4,01	0,010	—	6	3,22	0,026	—
4	3,25	—	35	—	—	—	—	—	—	—	—	—	16	3,12	0,005	—
1-2	3,89	—	36	—	—	—	—	25 <sup>1</sup>	1-2	3,67	0,007	—	9	3,21	0,018	—
4	4,21	—	37	—	—	—	—	—	—	—	—	—	40	3,98	0,009	—

Bedeutet, dass  $ss$ - und  $sS$ -Pflanzen nicht sicher unterschieden werden konnten.

$F_1$				$F_2$													
Pflanze Nr.	Phänotypus	Ährchen- abstand	Ähren- verdoppel.	Nr. 1923	$ss$				$sS$				$SS$				
					Zahl der Pflanzen	Ährchen- abstand		Pflanzen mit Verdopp.	Zahl der Pflanzen	Phänotypus	Ährchen- abstand		Pflanzen mit Verdopp.	Zahl der Pflanzen	Ährchen- abstand		Pflanzen mit Verdopp.
						M	m				M	m			M	m	
10	5	3,00	—	10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	42	3,02	0,011	5
12	5	3,21	—	12	5	5,19	0,051	—	11	4—5	3,41	0,033	2	5	2,88	0,025	3
13	2	3,19	—	13	—	—	—	—	27 <sup>1</sup>	1—2	4,54	0,016	—	7	3,46	0,034	1
14	1	5,00	—	14	—	—	—	—	33 <sup>1</sup>	1—2	5,40	0,016	—	8	3,38	0,024	—
15	5	2,94	—	15	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10	2,86	0,017	10

<sup>1</sup> Bedeutet, dass  $ss$ - und  $sS$ -Pflanzen nicht sicher unterschieden werden konnten.

F <sub>1</sub>			F <sub>2</sub>													
Mutterpflanzen			Nr. 1924	ss			sS				SS					
Phänotypus	Ährchen-abstand	Ährchen-verdopp.		Zahl der Pflanzen	Ährchen-abstand		Pflanzen mit Verdopp.	Zahl der Pflanzen	Phänotypus	Ährchen-abstand		Pflanzen mit Verdopp.	Zahl der Pflanzen	Ährchen-abstand		Pflanzen mit Verdopp.
					M	m				M	m			M	m	
5	2,98	—	38	—	—	—	—	—	—	—	—	72	—	—	—	
5	3,00	—	39	—	—	—	—	—	—	—	—	27	2,67	0,005	—	
4—5	4,11	—	40	—	—	—	—	—	—	—	—	28	3,83	0,006	—	
5	4,02	—	41	—	—	—	—	—	—	—	—	39	3,90	0,007	—	
4	3,81	—	42	—	—	—	—	—	—	—	—	53	—	—	—	
4—5	3,79	—	43	—	—	—	—	—	—	—	—	16	—	—	—	
5	3,52	—	44	—	—	—	—	—	—	—	—	55	3,57	0,009	6	
5	3,83	—	45	—	—	—	—	—	—	—	—	23	3,72	0,006	—	
5	3,90	Dopp.	46	—	—	—	—	—	—	—	—	14	—	—	9	
5	3,15	—	47	—	—	—	—	—	—	—	—	48	3,04	0,005	—	
5	2,67	—	48	—	—	—	—	—	—	—	—	26	2,88	0,008	—	
1	5,93	—	50	30	6,19	0,008	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
1	5,99	—	51	84	5,45	0,010	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
5	2,51	—	53	—	—	—	—	—	—	—	—	12	2,71	0,004	—	
4	3,19	Dopp.	54	5	4,43	0,034	—	11	4	3,52	0,019	4	6	2,62	0,009	6
5	2,18	—	55	—	—	—	—	—	—	—	—	8	—	—	1	
5	3,00	—	56	—	—	—	—	—	—	—	—	13	—	—	11	
1	3,71	—	57	32	4,84	0,012	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
1	5,15	—	58	20	6,09	0,019	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
1	5,88	—	59	23	5,59	0,011	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
5	3,08	Dopp.	60	8	5,37	0,043	3	13	5	3,14	0,014	10	4	2,13	0,002	4
4	4,14	—	61	5	5,55	0,031	—	9	3—4	4,33	0,015	—	6	3,12	0,024	—
3—4	3,13	—	62	1	—	—	—	2	5	—	—	—	6	—	—	—
4	4,25	—	63	19	4,97	0,011	—	31	4	4,03	0,008	1	16	2,59	0,013	2
1	5,13	—	64	55	5,59	0,008	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2	4,69	—	65	9	4,79	0,018	—	17	2	4,35	0,013	—	12	3,20	0,014	—
5	3,38	—	66	—	—	—	—	—	—	—	—	—	39	3,71	0,014	—
5	3,47	—	67	—	—	—	—	—	—	—	—	—	25	3,42	0,008	—
1	5,78	—	68	28	5,54	0,008	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4—5	3,20	—	69	—	—	—	—	—	—	—	—	—	40	—	—	—
4	3,08	—	70	—	—	—	—	—	—	—	—	—	29	3,56	0,005	—
1	6,00	—	71	—	—	—	—	43 <sup>1</sup>	1—2	5,59	0,011	—	15	3,04	0,017	4
1	5,02	—	72	—	—	—	—	57 <sup>1</sup>	1—2	5,24	0,007	—	8	3,09	—	—
1	6,27	—	73	24	6,18	0,010	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
5	3,04	Dopp.	74	—	—	—	—	—	—	—	—	—	21	—	—	1
5	2,88	»	75	—	—	—	—	—	—	—	—	—	18	—	—	11

<sup>1</sup> Bedeutet, dass ss- und sS-Pflanzen nicht sicher unterschieden werden konnten.



$F_2$				$F_1$														
Pflanze Nr.	Phänotypus	Ährchen- abstand	Ährchen- verdopp.	Nr. 1923	$ss$				$sS$				$SS$					
					Zahl der Pflanzen	Ährchen- abstand		Pflanzen mit Verdopp.	Zahl der Pflanzen	Phänotypus	Ährchen- abstand		Pflanzen mit Verdopp.	Zahl der Pflanzen	Ährchen- abstand		Pflanzen mit Verdopp.	
						M	m				M	m			M	m		
15	5	2,94	—	15	—	—	—	—	—	—	—	—	10	2,86	0,017	10	}	
16	1	6,03	—	16	28	5,87	0,006	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
17	4	3,92	—	17	7	6,07	0,030	—	19	2—3	4,31	0,041	4	8	3,12	0,012	7	}
20	1	4,83	—	20	58	5,58	0,009	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
22	2	3,86	—	22	—	—	—	—	68 <sup>1</sup>	1—2	4,90	0,041	—	22	3,31	0,006	—	}
24	3	3,98	—	24	28	5,38	0,021	—	45	3	4,56	0,016	—	20	2,89	0,013	1	
26	1	5,24	—	26	—	—	—	—	50 <sup>1</sup>	1—2	5,04	0,013	1	15	3,08	0,010	2	

<sup>1</sup> Bedeutet, dass  $ss$ - und  $sS$ -Pflanzen nicht sicher unterschieden werden konnten.

F <sub>3</sub>			F <sub>4</sub>													
Mutterpflanzen			Nr. 1924	ss			sS			SS						
Phänotypus	Ährchen- abstand	Ährchen- verdopp.		Zahl der Pflanzen	Ährchen- abstand		Pflanzen mit Verdopp.	Zahl der Pflanzen	Phänotypus	Ährchen- abstand		Pflanzen mit Verdopp.	Zahl der Pflanzen	Ährchen- abstand		Pflanzen mit Verdopp.
					M	m				M	m			M	m	
5	3,41	Dopp.	76	—	—	—	—	—	—	—	—	11	—	—	4	
5	3,18	»	77	—	—	—	—	—	—	—	—	48	3,75	0,009	18	
1	5,23	—	78	53	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
1	6,04	—	79	39	5,28	0,009	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
2	4,00	—	80	13	5,26	0,018	—	35	3	4,27	0,008	—	15	2,59	0,011	
5	3,12	—	81	—	—	—	—	—	—	—	—	—	42	2,92	0,006	
4-5	3,64	—	82	—	—	—	—	—	—	—	—	—	20	3,44	0,009	
3	5,10	—	83	13	5,01	0,019	—	25	3	4,62	0,014	—	8	2,97	0,021	
5	2,87	Dopp.	84	—	—	—	—	—	—	—	—	—	31	2,78	0,015	
3-4	4,03	—	85	8	6,00	0,029	—	16	4	4,36	0,013	2	10	2,16	0,006	
3-4	3,25	Dopp.	86	—	—	—	—	—	—	—	—	—	13	2,90	0,009	
1	5,24	—	87	18	5,65	0,008	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
5	3,61	—	89	—	—	—	—	—	—	—	—	—	23	3,55	0,008	
5	4,21	—	90	—	—	—	—	—	—	—	—	—	29	4,01	0,007	
1	5,07	—	91	27	5,17	0,011	—	29	2	4,75	0,009	—	15	4,01	0,007	
1	4,88	—	92	10	4,66	0,013	—	15	2	3,97	0,009	—	3	3,17	—	
1	5,36	—	93	25	5,17	0,006	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
3	4,16	—	94	21	4,73	0,009	—	39	3	4,19	0,005	—	10	3,26	0,016	
3	4,52	—	95	6	4,88	0,017	—	32	4	4,27	0,006	—	8	3,08	0,008	
5	3,61	—	96	—	—	—	—	—	—	—	—	—	50	3,30	0,006	
5	3,48	—	97	—	—	—	—	—	—	—	—	—	36	3,59	0,007	
2	4,01	—	98	7	4,56	0,015	—	22	4	4,15	0,008	—	8	2,81	0,016	
5	3,66	—	99	—	—	—	—	—	—	—	—	—	32	3,95	0,007	
5	3,34	—	100	—	—	—	—	—	—	—	—	—	17	3,81	0,006	
5	3,94	—	101	—	—	—	—	—	—	—	—	—	41	3,91	0,006	
4	4,22	—	102	7	5,20	0,030	—	11	3-4	4,35	0,015	—	5	2,83	0,011	
3	4,63	—	103	11	5,28	0,028	—	22	3	4,50	0,009	—	7	3,47	0,013	
3	4,11	—	104	7	5,55	0,024	—	12	4	3,76	0,015	—	8	2,99	0,023	
5	2,45	—	105	—	—	—	—	—	—	—	—	—	16	2,71	0,005	
2	4,39	—	106	15	4,70	0,018	—	28	3	4,27	0,017	—	10	3,79	0,021	
3	3,78	—	107	9	5,32	0,034	—	3	4	3,60	—	—	3	2,63	—	
3	4,26	—	108	14	5,49	0,012	—	36	4	4,33	0,010	—	18	3,02	0,008	
4	4,80	—	109	11	5,90	0,024	—	13	3-4	4,58	0,017	—	8	2,94	0,010	
5	2,89	—	110	6	3,80	0,052	—	12	5	3,01	0,007	—	6	2,24	0,009	
2-3	4,37	—	198 a	11	5,67	0,029	—	17	4	4,43	0,013	—	6	2,55	0,014	
1	5,33	—	117	19	6,20	0,007	—	—	—	—	—	—	—	—	—	

$F_2$				$F_1$													
Pflanze Nr.	Phänotypus	Ährchen- abstand	Ährchen- verdoppel.	Nr. 1923	$ss$				$sS$				$SS$				
					Zahl der Pflanzen	Ährchen- abstand		Pflanzen mit Verdopp.	Zahl der Pflanzen	Phänotypus	Ährchen- abstand		Pflanzen mit Verdopp.	Zahl der Pflanzen	Ährchen- abstand		Pflanzen mit Verdopp.
						M	m				M	m			M	m	
26	1	5,24	—	26	—	—	—	—	50 <sup>1</sup>	1—2	5,04	0,013	1	15	3,08	0,010	2
27	1	4,78	—	27	—	—	—	—	43 <sup>1</sup>	1—2	4,93	0,023	2	12	3,27	0,019	4
28	5	3,12	—	28	13	5,41	0,008	—	17	4—5	3,86	0,017	3	7	2,18	0,012	3
30	5	3,00	Dopp.	30	11	5,29	0,007	—	16	5	3,34	0,023	16	9	2,09	0,010	9
32	5	3,33	—	32 <sup>1</sup>	13(?)	—	—	—	34(?)	—	—	—	13	6(?)	—	—	6
33	3	4,12	—	33	12	5,69	0,030	—	21	3	4,56	0,015	—	8	2,95	0,006	1
34	3	3,60	—	34	10	5,52	0,018	—	24	3	4,10	0,012	—	16	3,78	0,036	1
35	3	3,93	—	35	—	—	—	—	57 <sup>1</sup>	1—3	5,23	0,034	—	16	3,35	0,013	1

<sup>1</sup> Bedeutet, dass  $ss$ - und  $sS$ -Pflanzen nicht sicher unterschieden werden konnten.

F <sub>2</sub>			F <sub>4</sub>													
Mutterpflanzen			Nr. 1924	ss				sS				SS				
Phänotypus	Ährchen-abstand	Ährchen-verdopp.		Zahl der Pflanzen	Ährchen-abstand		Pflanzen mit Verdopp.	Zahl der Pflanzen	Phänotypus	Ährchen-abstand		Pflanzen mit Verdopp.	Zahl der Pflanzen	Ährchen-abstand		Pflanzen mit Verdopp.
					M	m				M	m			M	m	
1	6,22	—	118	44	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1	5,33	—	119	13	5,66	0,025	—	25	2	5,15	0,014	—	7	3,25	0,017	—
5	3,41	—	120	—	—	—	—	—	—	—	—	—	26	—	—	—
1—2	4,83	—	121	17	5,53	0,021	—	49	3	4,72	0,008	—	24	3,45	0,012	—
1	5,13	—	122	43	5,50	0,012	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4	3,53	—	123	10	5,46	0,042	—	22	5	3,78	0,009	—	5	2,77	0,042	—
4	4,20	—	124	10	5,16	0,015	—	14	5	4,11	0,015	—	8	2,47	0,021	2
1	5,82	—	125	24	5,54	0,023	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1	5,33	—	126	17	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1	5,61	—	127	33	5,76	0,010	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
5	2,99	—	128	9	4,60	0,034	—	12	5	3,25	0,010	—	7	1,88	0,019	1
1	5,08	—	130	39	4,90	0,008	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1	4,77	—	131	31	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4	3,81	Dopp.	132	9	4,93	0,015	—	20	5	3,95	0,012	20	11	2,25	0,009	11
5	3,66	»	133	4	5,20	0,045	—	14	5	3,88	0,013	14	10	2,26	0,009	10
5	3,14	»	134	6	4,90	0,061	—	20	5	3,03	0,013	20	5	1,95	0,018	5
5	2,97	»	135	4	5,23	0,017	—	19	5	3,10	0,023	19	12	2,46	0,010	12
5	2,99	»	136	1	—	—	—	4	5	—	—	4	4	—	—	4
5	3,11	»	137	10	4,63	0,019	—	11	5	3,30	0,009	11	4	2,00	—	4
5	1,98	»	138	—	—	—	—	—	—	—	—	—	16	2,10	0,008	16
5	3,12	»	139	3	—	—	—	3	5	—	—	3	4	—	—	4
1	6,21	—	140	35	5,96	0,012	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4	3,13	—	141	—	—	—	—	—	—	—	—	s 40	—	—	—	1
5	3,32	Dopp.	142	—	—	—	—	—	—	—	—	s 25	—	—	—	5
4	3,01	—	142a	—	—	—	—	—	—	—	—	s 30	3,21	0,012	—	18
4	3,28	—	142b	7	3,68	0,007	—	16	4	3,32	0,009	—	9	2,84	0,012	6
3	5,39	—	143	10	5,45	0,050	—	15	4	5,44	0,011	—	12	3,04	0,015	—
3	5,17	—	144	16	5,68	0,028	—	24	4	4,79	0,014	—	12	2,60	0,012	7
5	3,03	—	145	—	—	—	—	—	—	—	—	—	20	3,25	0,008	—
4	4,17	—	146	11	5,60	0,018	—	14	3—4	4,80	0,019	—	12	2,93	0,007	2
3	4,56	—	147	13	5,72	0,022	—	17	3—4	4,37	0,018	—	9	2,71	0,010	—
1	5,29	—	148	46	5,34	0,009	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1	6,02	—	149	39	5,78	0,010	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2	5,00	—	150	13	5,46	0,035	—	28	3	4,85	0,010	—	11	3,46	0,013	—
1	6,13	—	151	72	5,82	0,010	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2	5,84	—	152	5	6,03	0,026	—	11	3	5,29	0,018	—	5	3,54	0,015	1

<sup>2</sup> In dieser Parzelle sind die Spaltungszahlen der *Spelta-vulgare*-Spaltung sehr unsicher.

F <sub>1</sub>				F <sub>2</sub>													
Pflanze Nr.	Phänotypus	Ährchen- abstand	Ährchen- verdoppel.	Nr. 1923	ss				sS				SS				
					Zahl der Pflanzen	Ährchen- abstand		Pflanzen mit Verdopp.	Zahl der Pflanzen	Phänotypus	Ährchen- abstand		Pflanzen mit Verdopp.	Zahl der Pflanzen	Ährchen- abstand		Pflanzen mit Verdopp.
						M	m				M	m			M	m	
37	5	2,02	—	37	—	—	—	—	—	—	—	—	—	35	2,28	0,007	13
38	1	6,12	—	38	85	5,83	0,008	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
41	2	3,84	—	41	—	—	—	—	43 <sup>1</sup>	1—3	4,79	0,021	12	9	3,00	0,010	7
42	5	3,31	—	42	13	5,06	0,014	—	32	4—5	3,07	0,016	5	18	2,18	0,008	15
43	4	3,08	—	43	17	5,50	0,018	—	33	4	4,12	0,021	2	18	3,44	0,011	9
44	5	3,28	—	44	8	5,12	0,010	—	12	4	3,73	0,019	—	6	2,47	0,016	3
45	1	5,08	—	45	44	5,20	0,009	6	—	—	—	—	—	—	—	—	—

<sup>1</sup> Bedeutet, dass  $ss$ - und  $sS$ -Pflanzen nicht sicher unterschieden werden konnten.

F <sub>1</sub>			F <sub>2</sub>													
Mutterpflanzen			Nr. 1924	ss			sS				SS					
Phänotypus	Ähren- abstand	Ähren- verdopp.		Zahl der Pflanzen	Ähren- abstand		Pflanzen mit Verdopp.	Zahl der Pflanzen	Phänotypus	Ähren- abstand		Pflanzen mit Verdopp.	Zahl der Pflanzen	Ähren- abstand		Pflanzen mit Verdopp.
					M	m				M	m			M	m	
5	1,86	Dopp.	153a									11	2,22	0,006	6	
			153b									7	2,03	0,012	4	
			153c									7	1,98	0,012	3	
			153d									10	2,26	0,012	—	
			153e									6	2,38	0,019	2	
5	2,34		154a								16	—	—	1		
			154b									4	—	—	1	
			154c									8	—	—	—	
1	5,67	—	155	63	5,58	0,012										
2	5,11	—	156					31 <sup>1</sup>	1—3	5,00	0,013	1	17	2,94	0,009	4
5	2,96	Dopp.	157										15	—	—	15
3	4,09	»	158	37	5,21	0,011		65	3—4	4,26	0,006	20	33	2,85	0,009	24
3	4,15	»	159					26	2	—	—	—	11	—	—	—
5	3,08	»	160										20	—	—	20
4	3,12	»	161										14	—	—	4
3	3,50	»	162	16	4,62	0,015		23	3	3,80	0,009	3	10	3,19	0,026	10
5	2,87	»	163										39	—	—	14
4	3,15	—	164	11	4,98	0,013		30	5	3,39	0,008		17	2,39	0,006	
5	2,43	Dopp.	165										51	2,55	0,005	29
1	5,24	—	166	24	5,13	0,015										
5	2,48	—	167										28	2,29	0,007	12
5	2,51	Dopp.	168										32	2,33	0,008	
4	3,27	»	170	5	4,90	0,061		14	5	3,24	0,012	4	7	2,30	0,010	4
5	2,08	—	171										40	2,21	0,006	
5	3,03	Dopp.	172	8	4,73	0,011		13	5	3,48	0,011	1	7	2,24	0,013	3
1	5,38	—	173	34	5,24	0,012										
1	5,47	—	174	27	5,67	0,011										
4	3,33	—	175	7	5,05	0,007		8	5	3,60	0,016		5	2,38	0,020	4
1	5,47	—	176	101	5,20	0,032	1									
1	5,36	—	177a	17	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
			177b	10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
			177c	6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
			177d	7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
			177e	11	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
1	5,10	—	178a	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
			178b	5	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	

<sup>1</sup> Bedeutet, dass ss und sS-Pflanzen nicht sicher unterschieden werden konnten.

$F_1$				$F_2$														
Pflanze Nr.	Phänotypus	Ährchen- abstand	Ährchen- verdoppelt	Nr. 1923	$ss$				$sS$				$SS$					
					Zahl der Pflanzen	Ährchen- abstand		Pflanzen mit Verdopp.	Zahl der Pflanzen	Phänotypus	Ährchen- abstand		Pflanzen mit Verdopp.	Zahl der Pflanzen	Ährchen- abstand		Pflanzen mit Verdopp.	
						M	m				M	m			M	m		
45	1	5,03	—	45	44	5,20	0,009	6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	}
47	1	5,16	—	47	43	5,67	0,005	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
48	1	5,55	Dopp.	48	—	—	—	—	142 <sup>1</sup>	1—2	5,63	0,008	7	46	4,01	0,006	20	
51	3	3,49	—	51	6	5,19	0,025	—	17	3—4	4,16	0,031	3	6	2,86	0,023	1	}
54	3	3,18	—	54	17	5,08	0,009	1	21	3—4	3,78	0,033	—	13	2,18	0,012	7	

In  $F_4$  spalteten von 198 Linien 75 Winter- und Sommerweizen aus. Die Spaltungszahlen sind aber auch dieses Jahr, da viele späte Formen aufgetreten sind und das Ährenschieben fast den ganzen Sommer hindurch gedauert hat, nicht besonders zuverlässig gewesen. Es war recht schwierig eine bestimmte Grenze zwischen Sommer- und Winterweizen zu ziehen, wenn dies auch besser als im Jahr vorher erfolgen konnte. In der Tabelle 15 werden die erhaltenen Zahlen mitgeteilt, da ich sie aber, wie eben erwähnt wurde, nicht für ganz sicher halte, will ich von einer näheren Prüfung absehen. Allem Anschein nach kommen aber hier sowohl 15 : 1- wie 3 : 1-Spaltungen vor. Bemerkenswert ist, dass es unter den Linien, die aus den behaupteten 15 : 1-Spaltungen des vorigen Jahres stammen, viele gibt, die offenbar in demselben Zahlenverhältnis aufspalten. Dies bestätigt die Annahme noch weiter, dass die

<sup>1</sup> Bedeutet, dass  $ss$ - und  $sS$ -Pflanzen nicht sicher unterschieden werden konnten.

F <sub>1</sub>			F <sub>2</sub>													
Mutterpflanzen			Nr. 1924	ss			sS				SS					
Phänotypus	Ährchen-abstand	Ährchen-verdopp.		Zahl der Pflanzen	Ährchen-abstand		Pflanzen mit Verdopp.	Zahl der Pflanzen	Phänotypus	Ährchen-abstand		Pflanzen mit Verdopp.	Zahl der Pflanzen	Ährchen-abstand		Pflanzen mit Verdopp.
					M	m				M	m			M	m	
1	5,10	—	178 c 178 d	6 46	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	
1	5,38	—	179 a	70	5,51	0,012	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
1	5,14	—	179 b	69	4,91	0,009	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
5	3,83	—	180	—	—	—	—	—	—	—	—	91	—	—	18	
4	3,99	—	181	—	—	—	—	—	—	—	—	s55	—	—	—	
4	4,24	—	182	—	—	—	—	—	—	—	—	s64	4,45	0,007	—	
1	5,79	—	183	79	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	
1	5,20	—	184	25	5,78	0,014	—	41	2	5,45	0,010	—	20	4,08	0,012	
1	6,38	—	185	47	6,29	0,012	—	—	—	—	—	—	—	—	3	
4-5	4,00	—	186	—	—	—	—	—	—	—	—	43	4,24	0,010	—	
4	3,36	—	187	3	4,03	0,010	—	12	4	3,58	0,009	1	10	2,38	0,013	
5	2,88	—	188	—	—	—	—	—	—	—	—	30	—	—	9	
3	4,46	—	189	15	5,14	0,015	—	34	3-4	4,78	0,012	—	19	3,39	0,012	
3	3,88	—	190	20	4,67	0,015	—	40	3-4	4,31	0,007	—	10	2,98	0,010	
5	3,40	—	191	—	—	—	—	—	—	—	—	35	3,55	0,009	1	
1	5,16	Dopp.	195	23	5,51	0,007	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
4	3,40	—	196	8	5,26	0,022	—	21	5	3,27	0,010	10	7	2,08	0,009	
3	4,41	Dopp.	197	6	4,93	0,018	—	11	4	4,16	0,015	—	6	2,60	0,021	

Sommer—Winterweizenspaltung hier von zwei verschiedenen mendelnden Faktoren abhängig ist.

Bei der Untersuchung der Ährchenabstände und der Ährchenzahlen wurde je eine Ähre der betreffenden Pflanzen verwendet. Nicht immer konnten aber sämtliche Pflanzen in dieser Weise analysiert werden; teils sind bei der Ernte mitunter einige Pflanzen verloren gegangen und teils konnten gebrochene Ähren und schlecht entwickelte Pflanzen nicht berücksichtigt werden. Ährchenzahlen und Länge der Rachis wurden direkt ermittelt; mittlerer Ährchenabstand der Ähren durch Division der Rachislänge mit der Ährchenzahl — 1. Beim Ermitteln der mittleren Ährchenzahl und des mittleren Ährchenabstandes ganzer Bestände oder Gruppen von Pflanzen wurde bei der Gruppierung für die Ährchenzahlen eine Einheit und für die Ährchenabstände



TABELLE 17. Winterweizenserie. Spelta—vulgare-Spaltung, Ährchenabstand und Ährchenverdoppelungen.

F <sub>1</sub>				F <sub>2</sub>													
Pflanze Nr.	Phänotypus	Ährchen- abstand	Ährchen- verdopp.	Nr 1924	ss			sS				SS					
					Zahl der Pflanzen	Ährchen- abstand		Dopp.- Pflanzen	Zahl der Pflanzen	Phäno- typus	Ährchen- abstand		Dopp.- Pflanzen	Zahl der Pflanzen	Ährchen- abstand		Dopp.- Pflanzen
						M	m				M	m			M	m	
1	5	4,35	—	208	—	—	—	—	—	—	—	—	68	4,06	0,010	16	
3	3	4,94	—	210	34	5,38	0,013	—	48	2	5,02	0,010	—	41	4,59	0,008	—
4	3	5,16	—	211	30	5,42	0,016	—	51	2	5,22	0,011	1	31	4,12	0,011	3
5	2	4,78	—	212	43	5,34	0,015	—	50	1-2	4,97	0,011	—	27	4,38	0,010	7
6	1	4,96	—	213	60	5,44	0,013	—	—	—	—	—	—	26	4,10	0,014	6
8	1	5,36	—	215 a	30	5,50	0,030	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
8 a	1	5,54	—	215 b	27	5,75	0,028	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
17	1	5,20	—	224	24	5,37	0,012	—	45	1-2	5,13	0,011	1	22	4,40	0,012	2
18	2	4,38	—	225	23	4,27	0,019	—	31	2	4,64	0,012	—	22	4,30	0,017	1
19	1	4,48	—	226	—	—	—	—	63 <sup>1</sup>	1-2	5,46	0,011	—	6	5,63	0,016	—
20	2	4,71	—	227	24	5,19	0,014	—	44	2	5,12	0,011	3	18	4,18	0,020	3
23	1	5,00	—	230	—	—	—	—	118 <sup>1</sup>	1-2	5,47	0,009	—	17	4,40	0,018	3
24	2	4,98	—	231	—	—	—	—	45 <sup>1</sup>	1-2	5,82	0,016	—	15	4,77	0,023	—
29 a	1	5,42	—	236	35	5,35	0,012	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
30	1	5,76	—	237	35	5,36	0,030	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

0,5 mm als Klassendifferenz gesetzt. Die mittleren Fehler der letztgenannten Größen wurden mittels der Formel für  $\sigma: \pm \sqrt{\frac{\sum pa^2}{n-1} - b^2}$

berechnet. Die Zahl der betreffenden Pflanzen war nämlich im allgemeinen niedriger als 50.

Die mitgeteilten photographischen Aufnahmen habe ich selbst im Atelier der Sveriges Utsädesförening, Svalöf, gefertigt.

Es ist mir eine angenehme Pflicht allen denjenigen zu danken, die mir bei meinen Untersuchungen mit Rat und Tat geholfen haben. Vor allem will ich meinem Lehrer, Herrn Professor Doktor H. NILSSON-EHLE, Åkarp, meinen herzlichsten Dank für sein stets reges Interesse an meiner Arbeit und viele anregenden Ratschläge danken. Herrn

<sup>1</sup> Bedeutet, dass ss- und sS-Pflanzen nicht sicher unterschieden werden konnten. Die Individuen der ss- und sS-Typen sind hier in eine Kolonne zusammengeführt.

Doktor Å. ÅKERMAN, Svalöf, bin ich wegen der Überlassung des Ausgangsmateriales zu meinen Untersuchungen und auch sonst vieles Entgegenkommens zu grossem Dank verpflichtet. Der SVERIGES UTSÄDES-FÖRENING, Svalöf, und Herrn Major a. D. CHR. KRIECHELDORFF, Derenburg a/H, Deutschland, danke ich vielmals für mir in entgegenkommendster Weise zur Verfügung gestellte Arbeitslokale, Ackerboden u. s. w. Der KGL. FYSIOGRAFISKA SÄLLSKAPET zu Lund bin ich für eine mir 1924 gewährte Geldunterstützung vielen Dank schuldig. Herrn P. A. OLSSON, Svalöf, danke ich für die Ausführung der Zeichnungen, Herrn Doktor H. LAMPRECHT, Lund, für die sprachliche Korrektur der Arbeit und Herrn Privatdozent Doktor G. TURESSON für die gleichartige Korrektur der englischen Zusammenfassung.

### SUMMARY.

This paper deals with investigations into the behaviour of the progenies of two crosses between *Triticum Spelta* and *Triticum vulgare*: Swedish Velvet wheat (0700)  $\times$  bearded autumn spelt wheat (autumn series) (Fig. 1), and Iron wheat II  $\times$  bearded spring wheat (spring series) (Fig. 2). The first generation was in all essential characters intermediate, while the second and the following generations have shown segregations of a great many characters. As a rule it appears as if the so called spelt characters: brittle rachis, 2—3 kenneled spikelets, thick, blunt, firmly closed outer glumes, prominent veins and comparatively lax ears showed a segregation involving only one gene, or a very closely linked complex of genes. When no disturbing, modifying factors are present this gene (-complex) seems to be recessive; therefore it has been indicated with a small letter, *s*. The shape of the outer glumes (apex tapering or blunt) may vary to a rather great extent, notwithstanding other spelt characters.

$F_2$  of the autumn series distinctly segregated in 3 *Spelta* + spelt-like forms to 1 *vulgare*, 402 : 133;  $D/m_k = 0.075$ . In the spring series a segregation of 106 : 65 at first was obtained; in  $F_3$ , however, part of the plants, classified in  $F_2$  as *vulgare* and phenotypically completely *vulgare*-like, nevertheless produced *Spelta* and spelt-like forms. After correction of the  $F_2$ -ratios with regard to these facts the ratio of the spring series seemed to be 3 : 1 (119 : 52;  $D/m_k = 1.633$ ). Assuming a ratio of 3 : 1 (Table 1) there constantly appeared among the offspring of the *vulgare*-like heterozygotes too many *vulgare*-plants. In two lines,

nos. 25 and 30, the ratio was almost 1 : 3 instead of 3 : 1. The degree of speltling of the *sS*-heterozygotes seems to be directly correlated with the length of the ear internodes in such a way that the laxer the ears the more spelt-like the plants, and vice versa. (Tables 2, 16 and Figs. 4—11). Thus the genes of the length of the ear internodes work as spelt-intensifying modifiers in the *Spelta*—*vulgare*-segregation of the spring series. In the autumn series, which descend from a cross with a much laxer *vulgare*-wheat than the one used in the spring series, there are of course a relatively smaller number of *vulgare*-like  $F_2$ -heterozygotes to be expected. In the  $F_2$  of the former series an undisturbed 3 : 1 ratio was found, and in  $F_3$  (Table 17) all the *sS*-heterozygotes proved to be relatively lax and spelt-like (the degree of speltling was in general 1—2, when 1 signifies absolutely spelt-like and 5 altogether *vulgare*-like heterozygotes). Constant, dilutedly spelt-like types, such as might be expected in  $F_2$  and following generations according to the above sketched theory, have also been found. In Tables 16 and 17 they have been entered in the *vulgare*-column, the letter *s* signifying those types.

Most of the writers working with crosses between *T. Spelta* and *T. vulgare* have not classified the material after the degree of speltling. Some statements made by KAJANUS (1923 a and b) and by MALINOWSKI (1914) in their dealing with these problems, agree well, however, with the above mentioned view. LEIGHTY and BOSHNAKIAN (1921), who have especially been studying these things have not connected, however, their modifiers with the factors of the length of the ear internodes, but the results obtained may be easily explained in that way. This even is the case with the investigations by LATHOUWERS (1920, 1924).

Thus having obtained an explanation of the origin of the diluted spelt-types appearing in cross-progenies between *T. Spelta* and *T. vulgare* it has of course proved desirable to get an explanation of the origin of those diluted spelt-types which have been called speltoids by NILSSON-EHLE (1917, 1920, 1921), LINDHARD (1922, 1923), KAJANUS (1923 a) and others. In accordance with the theories of WINGE (1924) as to the origin of the speltoids and based upon my own investigations as to the degree of speltling and the length of the ear internodes I have tried to interpret the differences found between the speltoids and *T. Spelta*. (Compare the schematic sketch, pag. 20).

The speltoids are to be regarded as recessives in relation to *vulgare*, while *Spelta* seems to dominate *vulgare*. The speltoids as well as *Spelta* are devoid of the factor *S*, which is present in *vulgare*.

The spelt characters in the speltoids are more diluted than in *Spelta*. This is due to the fact that these plants as well as certain diluted spelt types originated in cross progenies from *Spelta*  $\times$  *vulgare* are lacking a number of spelt-intensifying factors of the length of the ear internodes, which however are present in the pure *Spelta*.

Six chimæral ears (Figs. 13 and 14) standing between *Spelta* and *vulgare* have been found in the progenies of the crosses. These are all characterised by aberrant shape of one or several or, even, all the spikelet halves in the one half of the ear. This ear half is separated from the other half by a plane supposed to combine the points of insertion of the spikelets on one side of the rachis with those on the other side. Exactly the same orientation of the limiting plane has been proved by ÅKERMAN (1920 and private information) to be the case with most speltoid-*vulgare*-chimæras. As far as investigation into the topic goes it seems as if the kernels of the *Spelta*—*vulgare*-chimæras were not influenced by the forming of the chimæras. Only the outer glumes appear to have been changed. This may be explained by the researches of RÖSLER (1923) upon the growing-point of *T. vulgare*, where he has shown that the outer glumes are formed by the dermatogen only, while the kernels are made up of the mesoderm.

The chimæras have probably originated through vegetative segregations in the heterozygotic plants. In one case, however, no. 213—1924, pl. 12, formed in a homozygotic spelt-line, this explanation can not be accepted. Vegetative segregations in the factors of the length of the ear internodes might be assumed as a possibility as this strain, probably, is heterozygotic with regard to a number of spelt-intensifying factors of the length of the ear internodes. Accepting the views of WINGE as to the origin of the speltoids the speltoid-*vulgare*-chimæras ought to have originated by abnormal conjugations at the vegetative cell divisions. At any rate, it can not be denied that the *Spelta*—*vulgare*-chimæras may have arisen in this way.

An apparent lengthening power of the ear internode of the spelt complex or of one with the latter closely linked gene has been proved by the investigations of the present writer (Tables 3, 16, 17; Figs. 4—11), as well as by those of KAJANUS (1923 a) and BOSHNAKIAN (1923). In  $F_2$  and the following generations recessive *compactum*-like forms are obtained, of which, however, only a few are constant. The segregation into dense and lax forms in the two crosses seems rather complicated. A rather great number of factors of ear-internode length segregating independently of the spelt-factor co-operate with this latter one.

»Short-ramification» is the writer's name for a type of ear-ramification, the characteristic being the replacement of one or two flowers in one or several spikelets by whole spikelets (Fig. 16). This type of ramification appears to be inherited, but it is also to a great extent due to the modifying influence of the environment. They occur in cross progenies, and they are probably to be considered as products of segregation. They chiefly occur in *vulgare* plants, more rarely in *sS*-heterozygotes, and only in exceptional cases under specially favourable conditions in *Spelta* individuals.

Some ears of bifurcated rachis have also been found (Fig. 17). Their genetical nature has not yet been tested.

A third type of ear ramification, »long-ramification» is characterised by the growing of certain spikelets into whole branches supplied with up to 7 perfect spikelets (Fig. 18). This type only exists in constant *Spelta*-individuals, more rarely in the spelt parent and relatively frequently in the segregated spelt plants in the autumn, as well as in the spring series (Table 5). Its appearance is to a great extent due to the modifying influence of the environment (Table 6); it is probably recessive and dependant on several multiple factors; the number of these, however, has not been possible to calculate.

There have been two different kinds of »additional» spikelets (PERCIVAL 1921) in the progenies of the crosses. These sometimes have arisen singly by the side of a normal spikelet, and have then been arranged at right angles to it. Sometimes they have been found growing from the rachis immediately below the points of insertion of the normal spikelets, and have then been arranged parallel to them. It has not yet been possible to test the former, as they have only appeared in single specimens; the latter, on the contrary, have very often been found in the two crosses. Increase in ear density and improved nutrition conditions result in an increasing percentage of plants with »additional» spikelets (Tables 7, 16, 17), as well as in an increasing number of these anomalies per ear (Table 8). The character is recessive and probably due to several genes.

Monohybrid segregation has been found in the following sets of characters: 3 beardless ears : 1 bearded, and 3 pubescent outer glumes : 1 glabrous. Beardedness and pubescence (Table 11), pubescence and spelt characters (Table 12) segregate independently, while a linkage of beardedness and spelt characters corresponding to a crossing-over of about 35 % has been found (Tables 9 and 10).

The number of spikelets per ear (Tables 13 and 14) is less in the

original *Spelta* than in the original *vulgare*. In  $F_1$  it has been somewhat greater than in the *vulgare* parent. In the spring series at least, in which this peculiarity has been more fully considered, this great number of spikelets in the  $sS$ -heterozygotes tends to become maintained also in later generations. The difference in this regard between pure *Spelta* and pure *vulgare* in later generations of these series is uncertain. A direct, reducing influence of the *Spelta*-complex on the number of spikelets, which KAJANUS has found (1923 b), could not be proved.

It has been rather difficult to fix the segregation of spring and autumn wheat in the spring series, but it might probably have been 15 : 1 in  $F_2$  (compare  $F_4$  in Table 15); the differences would thus have been due to two multiple factors, of which every one alone is able to produce the character of spring wheat.

#### ZITIERTE LITERATUR.

1. BATESON, W. 1916. Root-cuttings, chimaeras and sports. -- Journal of Genetics VI.
2. BAUR, E. 1918. Mutationen von *Antirrhinum majus*. -- Zeitschrift f. ind. Abst.- u. Vererb.-Lehre. XIX.
3. BIFFEN, R. H. 1916. The suppression of characters on crossing. Journal of Genetics V.
4. BOSHNAKIAN, S. 1922. The genetics of squareheadedness and of density in wheat and the relation of these to other characters. -- Cornell University Agr. Experm. Stat. Mem. 53.
5. — 1923. The relation of the speltfactor in wheat to rachis internode characters. -- Genetics VIII.
6. COFFMAN, F. 1924. Supernumerary spikelets in Mindum wheat. -- Journal of Heredity XV.
7. ENGLEADOW, F. L. 1920. The inheritance of glume-length and grain-length in a wheat cross. -- Journal of Genetics X.
8. GERNERT, W. B. A. 1912. A new subspecies of *Zea Mays* L. -- American Naturalist 46.
9. KAJANUS, B. 1923 a. Genetische Untersuchungen an Weizen. -- Bibliotheca Genetica V.
10. — 1923 b. Über Ährchenabstand und Ährchenzahl bei einigen Weizenkreuzungen. -- Hereditas IV.
11. — 1924. Über eine eigenartige Ährenanomalie bei Weizen. -- Hereditas V.
12. KEMPTON, J. H. 1923. Heritable characters of maize. XIV. Branched ears. -- Journal of Heredity XIV.
13. KOERNICKE, F. und WERNER, H. 1885. Die Arten und Varietäten des Getreides. -- Bonn, Emil Strauss.

14. LATHOUWERS, V. 1920. Variations speltoides dans des lignées pures de Froment et dans une »population» d'Epeautre. — Bull. de la Soc. Roy. de Botanique de Belgique 1920.
15. — 1924. Études génétiques de deux variations speltoides. — Bull. de la Soc. Roy. de Botanique de Belgique. T. LVII, fasc. I.
16. LEIGHTY, C. E. and BOSENAKIAN, S. 1921. Genetic behaviour of the spelt form in crosses between *Triticum Spelta* and *Triticum sativum*. — Journal of Agricultural Research XXII.
17. LINDHARD, E. 1922. Zur Genetik des Weizens. — Hereditas III.
18. — 1923. Fortgesetzte Untersuchungen über Speltoidmutationen. Begrannungskomplikationen bei *compactum*-Heterozygoten. — Hereditas IV.
19. LOVE, H. H. and CRAIG, W. T. 1919. The synthetic production of wild wheat forms. — Journal of Heredity X.
20. MALINOWSKI, E. 1914. Les hybrides des froment. — Bull. de l'Academie des Sciences de Cracowie. Série B. März 1914.
21. — 1916. Über die durch Kreuzung hervorgerufene Vielförmigkeit beim Weizen. — Comptes Rendues de la Soc. des Sci. de Varsovie. IX Année. Fasc. 7.
22. — 1918. Études sur les hybrides des froment. I. — Trav. de la Soc. des Sci. de Varsovie. III. Nr. 30.
23. MAYER GMELIN, H. 1917. De Kruising van roode ongebaarde Spelt met fluweelkaf-Essextarve, een voorbeeld van factoren analys. — Cultura XXIX.
24. MEUNISSIER, A. 1918. Expériences génétiques faites à Verrières. Bull. de la Soc. Nat. d'Acclim. de France. LXV Année.
25. NILSSON-EHLE, H. 1917. Untersuchungen über Speltoidmutationen beim Weizen. — Botaniska Notiser 1917.
26. — 1920. Multiple Allelomorphe und Komplexmutationen beim Weizen. — Hereditas I.
27. — 1921. Über mutmassliche partielle Heterogamie bei den Speltoidmutationen des Weizens. — Hereditas II.
28. PENZIG, O. 1922. Pflanzen-Teratologie. 2. Aufl. — Berlin, Gebrüder Bornträger.
29. PERCIVAL, J. 1921. The wheat plant. — London, Duckworth & Co.
30. RÖSLER, P. 1923. Histologische Studien am Vegetationspunkt von *Triticum vulgare*. — Inaug.-Diss. Leipzig 1923.
31. STRAMPELLI, N. 1907. Alla ricerca e creazione di nuova varietà di frumenti a mezzo dell'ibridazione. — Roma 1907.
32. TSCHERMAK, E. VON. 1919. (Weizen. Bastardierung.) in FRUWIRTH, C. Die Züchtung der landwirtschaftlichen Kulturpflanzen. 4. Aufl. — Berlin.
33. VAVILOV, N. J. 1923. A contribution to the classification of soft wheats, *Triticum vulgare* VILL. — Bull. of appl. Bot. and Plant-Breed. Vol. XIII.
34. VESTERGAARD, H. A. B. 1919—1920. Jagttagelser vedrørende Arvelighedsforhold hos Lupin, Hvede og Byg. — Tidsskrift for Planteavl. XXVI.
35. WINGE, Ö. 1924. Zytologische Untersuchungen über Speltoide und andere mutantenähnliche Aberranten beim Weizen. — Hereditas V.
36. ÅKERMAN, Å. 1920. Speltlike bud-sports in common wheat. — Hereditas I.
37. — 1923. Beiträge zur Kenntnis der Speltoidmutationen des Weizens. I. Untersuchungen über eine Speltoidform aus schwedischem Sammetweizen. — Hereditas IV.

# EINIGE SPALTUNGSZAHLEN BEI KREUZUNGEN ZWISCHEN BLAU- UND WEISSBLÜHENDEN VARIETÄTEN VON LINUM USITATISSIMUM

VON NILS SYLVÉN  
SVALÖF

---

**B**EI meiner Leinzüchtung in Svalöf habe ich in den letzten vier Jahren teils spontane Kreuzungen zwischen blau- und weissblühenden Leinvarietäten in den Versuchsparzellen mehrmals beobachtet, teils viele artifizielle solche sowohl für praktische als theoretische Zwecke ausgeführt. Die in den Kulturen in  $F_2$ - und den folgenden Generationen gefundenen Spaltungen haben hierbei bisweilen Unregelmässigkeiten und Abweichungen von den nach der Mendelschen Spaltungsregel erwarteten Zahlen gezeigt. Dass es so kommen musste, konnte man zwar aus guten Gründen nach den von TINE TAMMES (1914) vorgelegten Resultaten von Kreuzungen zwischen eben blau- und weissblühenden Leinvarietäten erwarten. Die von ihr gegebene Erklärung konnte aber hier nicht, wie später gezeigt werden wird, herangezogen werden. Die Generationen der ersten Jahre sind alle zu klein gewesen und ich habe darum mit grösster Zufriedenheit eine im Frühjahr 1920 auf den Versuchsfeldern gemachte Entdeckung begrüsst, dass schon die Keimlinge gewisser blau- und weissblühender Leinvarietäten untereinander getrennt werden konnten. Also wäre es jetzt möglich, die Spaltung der Blütenfarbe auch im Laboratorium durch Keimversuche zu untersuchen, und dies in fast unbegrenzten Generationen. Die Resultate der kombinierten Feld- und Laboratoriumsversuche der letzten Jahre seien hiermit vorgelegt.

Unter mehreren weissblühenden Leinpedigrees 1918, hat sich eine durch gelbe Staubbeutel und schmälere Kronblätter von allen anderen abweichend gezeigt. Sie wurde 1919 vermehrt, und war zwar konstant, gab aber im Gegensatz zu allen anderen Pedigree-Vermehrungen eine unerwartet grosse Anzahl Kreuzungsindividuen blauer Kronenfarbe. Sämtliche Linien mit weissen Kronblättern und blauen Staubbeuteln



wiesen in vereinzeltten Fällen, wo spontane Kreuzungen stattgefunden hatten, in diesen Blütenteilen eine charakteristische, intermediäre hellblaue Blütenfarbe auf. Die Kreuzungen innerhalb der weissblühenden Linie mit gelben Staubbeuteln hatten dagegen, entweder eine ausserordentlich hell hellblaue (milchweisse), oder eine beinahe typisch dunkelblaue Blütenfarbe. Sämtliche spontanen Kreuzungen wurden aufbewahrt und artifizielle solche zwischen verschiedenen Blütenfarben schon im Sommer 1919 ausgeführt. Nur diejenigen Kreuzungen, in welchen der Typus »Weiss mit gelben Staubbeuteln« (TINE TAMMES' »gekräuselt weiss«) eingeht, werden im Folgenden behandelt.

Von den ersten künstlichen Kreuzungen im Jahre 1919 zwischen »Weissen mit gelben Staubbeuteln« und normalblauem Typus gelangen nur zwei, die eine, eine Kreuzung mit gewöhnlichem, kleinblütigem, blauem (TINE TAMMES' »dunkelblauem«), die andere eine Kreuzung mit grossblütigem, blauem Lein (TINE TAMMES' »ägyptisch blauem«). Beide gaben in  $F_1$  rein blaublühende Nachkommenschaft, erst bei einem eingehenderen Vergleich zwischen den  $F_1$ -Pflanzen und den entsprechenden blauen Vaterpflanzen, konnte eine gewisse Farbenverschiedenheit zwischen Vater und Nachkommenschaft konstatiert werden. Die blaue Farbe der Elternpflanzen zeigte in beiden Fällen einen Stich ins Lila, was die  $F_1$ -Pflanzen vollkommen zu entbehren schienen. In der zweiten Generation ( $F_2$ ) trat Spaltung in Blaublühende und Weissblühende mit gelben Staubbeuteln auf, die blaue Blütenfarbe war hierbei immer mit blauer Staubbeutelfarbe, die weisse Blütenfarbe mit gelber kombiniert. Die  $F_2$ -Generation der Kreuzung »Weiss mit gelben Staubbeuteln«  $\times$  »kleinblütig Blau« lieferte in 374 Individuen 259 blaue und 115 weisse, die  $F_2$ -Generation der Kreuzung »Weiss mit gelben Staubbeuteln«  $\times$  »grossblütig Blau« in 237 Individuen 166 blaue und 71 weisse.

Die Kreuzungsversuche TINE TAMMES' (1914) mit verschiedenen Leinvarietäten haben gezeigt, dass bei Kreuzung zwischen obengenannten Blütenfarbentypen monohybride Spaltung eintritt. Gewisse Abweichungen von den theoretischen Spaltungszahlen haben sich doch konstatieren lassen. In allen ihren künstlichen Kreuzungen zwischen weissblühendem Lein mit gelben Staubbeuteln und sowohl kleinblütig blauem wie grossblütig blauem Lein haben alle spaltenden Generationen ein beträchtliches Defizit weissblühender Pflanzen gezeigt. TINE TAMMES sucht die Erklärung in einer geringeren Lebensfähigkeit der Gametenkombination: Weissblühender  $\times$  Weissblühender. Die in den Svalöfer Versuchen 1921 erhaltenen Zahlen stammten wohl von allzu kleinen Generationen her, um bestimmt für oder gegen die Spaltungs-

zahlen TINE TAMMES' sprechen zu können. Beide vorliegenden Spaltungen zeigten aber kein Defizit, sondern einen Überschuss weissblühender Pflanzen. Die Abweichungen vom theoretischen Verhältnisse 3 Blau : 1 Weiss lagen jedoch in beiden Fällen innerhalb der Grenzen dreimal des mittleren Fehlers (vergl. Tab. 1 u. 2).

Im Sommer 1919 zeigte sich, wie früher erwähnt, in der einzigen vorkommenden Linie »Weiss mit gelben Staubbeuteln« eine relativ grosse Anzahl blaublühender spontaner Einkreuzungen. Nicht weniger als 44 solche kamen in den Parzellenversuchen 1920 vor. In 24 Fällen zeigte die Nachkommenschaft 1920 kein Defizit sondern einen Überschuss weissblühender Pflanzen mit gelben Staubbeuteln. Hierbei ist aber zu bemerken, dass sämtliche  $F_2$ -Nummern allzu kleine Individuenzahlen hatten, um Spaltungszahlen geben zu können, die einen nicht nur scheinbaren sondern wirklichen und mathematisch feststellbaren Überschuss in genannter Richtung zeigen könnten. Die Abweichung vom theoretischen Verhältnis 3 Blau : 1 Weiss übertraf nur in einem Falle — eine Nummer von 32 Individuen — dreimal den mittleren Fehler. Hier hatten wir einen bedeutenden Überschuss von weissblühenden Pflanzen und zwar nicht weniger als 18 gegen nur 14 blaublühende (vergl. Tab. 3).

Die künstlichen Kreuzungen des Jahres 1919 sind 1922 auch in den  $F_3$ -Generationen verfolgt worden. Die Kreuzung »Weiss mit gelben Staubbeuteln«  $\times$  »kleinblütig Blau« lieferte in spaltenden  $F_3$ -Nachkommenschaften 1560 Individuen, unter diesen 1182 Blau und 378 Weiss oder pro 4 berechnet 3,03 Blau auf 0,97 Weiss, Spaltungszahlen also, die mit dem theoretischen Verhältnis 3 blau : 1 weiss ziemlich übereinstimmen. Von 24 in  $F_3$  spaltenden  $F_2$ -Individuen (vergl. Tabelle 1) zeigten nur zwei in  $F_3$  Spaltungszahlen, die nicht mit den genannten theoretischen Zahlenverhältnissen im Einklang standen. In einem Falle handelte es sich hierbei um einen Überschuss von Weissen — unter 108 Individuen nur 65 Blaue gegen 43 Weisse —, im zweiten Falle um einen noch grösseren Überschuss von Blauen — unter 80 Individuen 75 Blaue gegen nur 5 Weisse —. Auch die Kreuzung »Weiss mit gelben Staubbeuteln«  $\times$  »grossblütig Blau« lieferte in ihren spaltenden  $F_3$ -Nachkommenschaften dem Zahlenverhältnis 3 : 1 im grossen und ganzen entsprechende Spaltungszahlen (vergl. Tabelle 2). Von zwei  $F_2$ -Linien gab eine 19 spaltende  $F_3$ -Nachkommenschaften, jede für sich eine ziemlich befriedigende, alle zusammen aber eine weniger begnügende 3 : 1-Spaltung zeigend. Auf 1396 Individuen kamen 1097 blaue und nur 299 weisse, ein Defizit der Weissblühenden also, das

TABELLE 1. Spaltungszahlen in  $F_2$  (1921) und  $F_3$  (1922) der künstlichen Kreuzung »Weiss mit gelben Staubbeuteln» ♀ × kleinblühend Blau ♂; Parzellenversuche.

Nr. 1921 ( $F_2$ )	Zahl der Pflanzen			Zahlen- verhältnis Weisse : Blaue	D	$M_k$	$D/M_k$	Nr. 1922 ( $F_3$ )	Zahl der Pflanzen			Zahlen- verhältnis Weisse : Blaue	D	$M_k$	$D/M_k$
	Weisse mit gelben Staub- beuteln	Blaue	S:e						Weisse mit gelben Staub- beuteln	Blaue	S:e				
148	58	107	165	1,41 : 2,00	± 0,41	± 0,130	3,06	527, 528	43	65	108	1,49 : 2,41	± 0,59	± 0,166	3,55
								530	10	23	33	1,21 : 2,76	± 0,51	± 0,301	0,76
								531	7	27	34	0,82 : 3,18	± 0,16	± 0,297	0,61
								532	11	37	48	0,92 : 3,06	± 0,08	± 0,286	0,32
								533	15	53	68	0,88 : 3,12	± 0,12	± 0,216	0,57
								534	9	24	33	1,09 : 2,91	± 0,09	± 0,301	0,80
								535	5	75	80	0,25 : 3,76	± 0,15	± 0,192	3,89
								536	7	26	33	0,28 : 3,15	± 0,15	± 0,301	0,80
								538	28	88	116	0,97 : 3,03	± 0,03	± 0,166	0,19
								539	20	63	33	0,96 : 3,04	± 0,04	± 0,196	0,21
								540	12	46	58	0,93 : 3,17	± 0,17	± 0,237	0,75
								541	12	43	55	0,97 : 3,13	± 0,43	± 0,232	0,56
								542	16	52	68	0,94 : 3,06	± 0,06	± 0,216	0,29
149	57	152	209	1,00 : 2,91	± 0,08	± 0,119	0,76	543	4	16	20	0,90 : 3,20	± 0,20	± 0,387	0,52
								545	15	42	57	1,05 : 2,95	± 0,08	± 0,229	0,22
								546	10	50	60	0,98 : 3,24	± 0,24	± 0,323	1,22
								S:e	224	730	954	0,94 : 3,06	± 0,06	± 0,066	1,02
								567	11	34	45	0,98 : 3,02	± 0,02	± 0,355	0,98
								568	13	44	57	0,91 : 3,09	± 0,09	± 0,328	0,39
								570	4	21	25	0,84 : 3,36	± 0,36	± 0,246	1,04
								572	22	52	74	1,19 : 2,81	± 0,19	± 0,291	0,88
								573	12	50	62	0,77 : 3,23	± 0,23	± 0,219	1,05
								575	16	30	46	1,39 : 2,61	± 0,39	± 0,255	1,25
								576	36	120	156	0,92 : 3,08	± 0,08	± 0,138	0,68
								577	40	101	141	1,12 : 2,37	± 0,12	± 0,145	0,90
								S:e	154	452	606	1,02 : 2,96	± 0,02	± 0,070	0,39
S:e $F_2$	115	259	374	1,22 : 2,77	± 0,22	± 0,088	2,58	S:e $F_3$	378	1182	1560	0,97 : 3,03	± 0,03	± 0,042	0,76
$F_2 + F_3$	493	1441	1934	1,02 : 2,98	± 0,02	± 0,038	0,51								

TABELLE 2. Spaltungszahlen in  $F_2$  (1921) und  $F_3$  (1922) der künstlichen Kreuzung »Weiss mit gelben Staubbeutel« ♀ × grossblühend Blau ♂; Parzellenversuche.

Nr. 1921 ( $F_2$ )	Zahl der Pflanzen		Zahlen- verhältnis Weisse : Blaue	D	$M_k$	$D/M_k$
	Weiße mit gelben Staub- beutel	Sie				
Nr. 1922 ( $F_3$ )	Zahl der Pflanzen		Zahlen- verhältnis Weisse : Blaue	D	$M_k$	$D/M_k$
	Weiße mit gelben Staub- beutel	Sie				
144	448, 449					
	13	52	65	$\pm 0,20$	$\pm 0,214$	0,93
	1	12	13	$\pm 0,89$	$\pm 0,480$	1,44
	2	5	7	$\pm 0,14$	$\pm 0,654$	0,21
	9	38	47	$\pm 0,23$	$\pm 0,252$	0,92
	6	12	18	$\pm 0,33$	$\pm 0,408$	0,81
	13	76	89	$\pm 0,42$	$\pm 0,183$	2,30
	56	132	188	$\pm 0,19$	$\pm 0,126$	1,51
	19	60	79	$\pm 0,04$	$\pm 0,194$	0,21
	17	46	63	$\pm 0,08$	$\pm 0,218$	0,37
	22	109	131	$\pm 0,33$	$\pm 0,151$	2,19
	22	84	106	$\pm 0,17$	$\pm 0,168$	1,61
	17	71	88	$\pm 0,23$	$\pm 0,184$	1,25
	39	127	166	$\pm 0,06$	$\pm 0,134$	0,45
	16	63	79	$\pm 0,19$	$\pm 0,194$	0,98
	11	43	54	$\pm 0,19$	$\pm 0,235$	0,81
145	490					
	9	34	43	$\pm 0,16$	$\pm 0,264$	0,61
	5	46	51	$\pm 0,39$	$\pm 0,242$	2,52
	493	6	32	$\pm 0,61$	$\pm 0,280$	1,32
	495	6	38	$\pm 0,37$	$\pm 0,280$	1,32
	497	55	71	$\pm 0,10$	$\pm 0,205$	0,49
	Sie	299	1097	$\pm 0,14$	$\pm 0,046$	3,04
	19	40	59	$\pm 0,29$	$\pm 0,225$	1,30
	508, 509	17	64	$\pm 0,06$	$\pm 0,216$	0,28
	510, 511	9	50	$\pm 0,28$	$\pm 0,244$	1,15
Sie $F_3$ $F_2 + F_3$	Sie					
	71	166	237	$\pm 0,20$	$\pm 0,113$	1,82
	415	1391	1806	$\pm 0,08$	$\pm 0,040$	2,00
	1391	1806	237	$\pm 0,12$	$\pm 0,045$	2,88

innerhalb der Grenzen dreimal des mittleren Fehlers sich nicht einrangieren lässt —  $D/m_k = 3,04$ . — Die andere fragliche  $F_2$ -Linie lieferte nur 3 spaltende  $F_3$ -Nachkommenschaften, die sowohl einzeln als alle zusammen eine relativ gute 3 : 1-Spaltung zeigten. Auf 173 Individuen kamen 128 blaue und 45 weisse. Die Individuensumme der sämtlichen 22 ( $19 + 3$ )  $F_3$ -Linien zeigte unter 1569 Individuen 1225 blaue und 344 weisse, pro 4 berechnet 3,12 blaue : 0,88 weisse,  $D/m_k = 2,88$ . Eine ziemlich befriedigende 3 : 1-Spaltung.

Im Sommer 1920 wurden mehrere neue Kreuzungen zwischen »Weissen mit gelben Staubbeuteln« und anderen Blütenfarbentypen ausgeführt. Die hierdurch in  $F_2$  — 1922 — entstandenen Spaltungszahlen sind in den Tabellen 4—6 zu finden. In den eben genannten Tabellen wird einerseits über »Parzellenversuche« und andererseits über »Laboratoriumsversuche« berichtet, jene sind gewöhnliche Parzellenkulturen im Freien, diese Keim- und Keimpflanzenuntersuchungen, welche im Laboratorium der Samenkontrollstation des Schwedischen Saatzuchtvereins in Svalöf ausgeführt worden sind.

Sämtliche Kreuzungen »Kleinblütig Blau«  $\times$  »Weiss mit gelben Staubbeuteln« haben in  $F_2$  Spaltungszahlen ergeben, die dem theoretischen Zahlenverhältnis 3 Blau : 1 Weiss sehr gut entsprechen. (Vergl. Tab. 4). Dadurch dass es möglich wurde, die Spaltungszahlen durch Keimversuche im Laboratorium festzustellen, konnten die Untersuchungen mit sehr grossen Individuenzahlen gemacht werden, in einem Fall sogar mit einer  $F_2$ -Generation von insgesamt 4385 Individuen. Da bei dieser Gelegenheit das Verhältnis Blau : Weiss 3,01 : 0,99 und  $D/m_k$  nur 0,38 war, steht es ausser allem Zweifel, dass die beiden in der Kreuzung vorkommenden Blütenfarbentypen hinsichtlich der Spaltung Blau : Weiss bei Kreuzung typische monohybride Spaltung zeigen. Dieselbe regelmässige einfache Spaltung in der Blütenfarbe ist auch ohne Weiteres bei den Kreuzungen »Weiss mit gelben Staubbeuteln«  $\times$  »grossblütig Blau« zu konstatieren. (Vergl. Tab. 5). Die in Tabelle 6 mitgeteilten Spaltungszahlen bei Kreuzung »Weiss mit gelben Staubbeuteln«  $\times$  »Weiss mit blauen Staubbeuteln« ergeben doch in einem Falle in den Parzellenversuchen, wo mehrere spaltende  $F_4$ -Nachkommenschaften summiert sind, einen beträchtlichen Überschuss von »Weissen mit gelben Staubbeuteln«. Von 2775  $F_4$ -Individuen sind hier nicht weniger als 768 »Weisse mit gelben Staubbeuteln« gegen nur 2007 Individuen mit blauer Staubbeutelfarbe oder pro 4 berechnet 2,89 : 1,11  $\pm 0,032$ ,  $D/m_k = 3,43$ . In den entsprechenden Laboratoriumsversuchen sind insgesamt 2093  $F_4$ -Individuen untersucht worden, von diesen 528

TABELLE 3. Spaltungszahlen Sommer 1920 in  $F_2$  von spontanen Einkreuzungen einer Linie »Weiss mit gelben Staubbeutel«; Parzellenversuche.

Ser. I: $F_2$ aus Kreuzung »Weiss mit gelben Staubbeutel« ♀ × »Weiss mit blauen Staubbeutel« ♂										Ser. II: $F_2$ aus Kreuzung »Weiss mit gelben Staubbeutel« ♀ × Dunkelblau ♂									
Nr. 1920	Zahl der Pflanzen				Nr. 1920	Zahl der Pflanzen				Nr. 1920	Zahl der Pflanzen				Nr. 1920	Zahl der Pflanzen			
	Weisse mit gelben Staubbeu- teln	Blauweisse mit gelben Staubbeu- teln	Blauweisse mit blauen Staubbeu- teln	S:e		Weisse mit gelben Staubbeu- teln	Blauweisse mit gelben Staubbeu- teln	Blauweisse mit blauen Staubbeu- teln	S:e		Weisse mit gelben Staubbeu- teln	Blauweisse mit gelben Staubbeu- teln	Blauweisse mit blauen Staubbeu- teln	S:e		Weisse mit gelben Staubbeu- teln	Blauweisse mit gelben Staubbeu- teln	Blauweisse mit blauen Staubbeu- teln	S:e
183, 184	12	37	49	0,98 : 3,02	± 0,02	± 0,247	0,69			192	4	26	30	0,53 : 3,47	± 0,47	± 0,317	1,47		
187	3	15	18	0,67 : 3,33	± 0,23	± 0,408	0,82			205	2	2	4	2,00 : 2,00	± 1,00	± 0,866	1,15		
189	4	10	14	1,14 : 2,86	± 0,14	± 0,462	0,31			206	2	32	34	0,24 : 3,76	± 0,77	± 0,297	2,57		
190	18	14	32	2,25 : 1,75	± 1,25	± 0,306	3,35			207	4	8	12	1,33 : 2,67	± 0,33	± 0,500	0,66		
191	11	11	22	2,00 : 2,00	± 1,00	± 0,369	2,71			209	9	35	44	0,82 : 3,18	± 0,18	± 0,261	0,89		
194	14	29	43	1,30 : 2,70	± 0,30	± 0,261	1,14			210	2	6	8	1,00 : 3,00	± 0,00	± 0,612	0,00		
195	1	5	6	0,67 : 3,33	± 0,23	± 0,707	0,47			211	3	14	17	0,71 : 3,29	± 0,29	± 0,420	0,70		
196	2	22	24	0,33 : 3,67	± 0,47	± 0,353	1,88			215	2	16	18	0,44 : 3,56	± 0,56	± 0,408	1,26		
197	2	5	7	1,14 : 2,86	± 0,14	± 0,654	0,22			216	20	56	76	1,05 : 2,95	± 0,05	± 0,198	0,26		
198	5	8	13	1,74 : 2,16	± 0,33	± 0,480	1,12			217	6	28	34	0,71 : 3,29	± 0,30	± 0,297	0,99		
199	2	11	13	0,62 : 3,38	± 0,39	± 0,480	0,80			218	16	32	48	1,33 : 2,67	± 0,33	± 0,250	1,33		
200	4	8	12	1,33 : 2,67	± 0,33	± 0,500	0,67			219	19	41	60	1,27 : 2,73	± 0,27	± 0,223	1,19		
201	11	11	22	2,00 : 2,00	± 1,00	± 0,369	2,71			220	28	64	92	1,22 : 2,78	± 0,22	± 0,180	1,20		
202	2	4	6	1,33 : 2,67	± 0,33	± 0,707	0,47			221	20	41	61	1,31 : 2,69	± 0,31	± 0,221	1,40		
204	7	23	30	0,83 : 3,07	± 0,07	± 0,317	0,21			222	24	44	68	1,41 : 2,59	± 0,41	± 0,210	1,95		
208	11	24	35	1,26 : 2,74	± 0,26	± 0,292	0,88			223	15	33	48	1,25 : 2,75	± 0,25	± 0,250	1,00		
211	3	11	14	0,86 : 3,14	± 0,14	± 0,462	0,30			224	15	42	57	1,05 : 2,95	± 0,05	± 0,229	0,22		
S:e	112	218	360	1,24 : 2,76	± 0,24	± 0,091	2,68			225	7	25	32	0,83 : 3,12	± 0,13	± 0,306	0,40		
										226	10	52	62	0,65 : 3,35	± 0,36	± 0,219	1,62		
										227	8	35	43	0,74 : 3,26	± 0,26	± 0,264	0,97		
										228	7	37	44	0,64 : 3,36	± 0,36	± 0,261	1,39		
										229	25	54	79	1,27 : 2,73	± 0,27	± 0,194	1,36		
										230	44	87	131	1,34 : 2,66	± 0,34	± 0,151	2,28		
										231	4	9	13	1,23 : 2,77	± 0,23	± 0,480	0,47		
										232	3	19	22	0,53 : 3,45	± 0,46	± 0,369	1,23		
										233	11	31	42	1,05 : 2,95	± 0,05	± 0,207	0,17		
										233	8	26	31	0,94 : 3,06	± 0,06	± 0,297	1,19		
										S:e	301	840	1141	1,06 : 2,94	± 0,06	± 0,051	1,07		

TABELLE 4. Spaltungszahlen in  $F_2$  (1922) aus künstlichen Kreuzungen kleinblühend Blau  $\times$  Weiss mit gelben Staubbeuteln; Parzellen- und Laboratoriumsversuche.

Nr. 1922	Parzellenversuche						Laboratoriumsversuche							
	Zahl der Pflanzen			Zahlenver- hältnis Weisse:Blaue	D	M <sub>k</sub>	D/M <sub>k</sub>	Zahl der Pflanzen			Zahlenver- hältnis Weisse:Blaue	D	M <sub>k</sub>	D/M <sub>k</sub>
	Weisse		S:e					Weisse		S:e				
	Blaue	S:e						Blaue	S:e					
16, 17	25	59	84	1,19 : 2,81	± 0,19	± 0,188	1,01	302	839	1141	1,06 : 2,94	± 0,06	± 0,081	1,17
18, 19	34	112	146	0,93 : 3,07	± 0,07	± 0,143	0,49	292	854	1146	1,02 : 2,98	± 0,02	± 0,081	0,39
20	18	57	75	0,96 : 3,04	± 0,04	± 0,200	0,20	—	—	—	—	—	—	—
21	7	55	62	0,45 : 3,55	± 0,55	± 0,219	2,51	—	—	—	—	—	—	—
22	17	48	65	1,05 : 2,95	± 0,05	± 0,214	0,23	—	—	—	—	—	—	—
23	13	56	69	0,75 : 3,25	± 0,25	± 0,209	1,20	272	828	1100	0,99 : 3,01	± 0,01	± 0,082	0,19
24	17	44	61	1,11 : 2,89	± 0,11	± 0,221	0,50	222	776	998	0,99 : 3,11	± 0,11	± 0,085	2,00
S:e	131	431	562	0,93 : 3,07	± 0,07	± 0,073	0,96	1088	3297	4385	0,99 : 3,01	± 0,01	± 0,026	0,28
353, 354	12	37	49	0,98 : 3,02	± 0,02	± 0,247	0,08	—	—	—	—	—	—	—
355, 356	25	45	70	1,43 : 2,57	± 0,43	± 0,306	2,09	—	—	—	—	—	—	—
357, 358	4	38	42	0,38 : 3,62	± 0,62	± 0,287	2,32	96	304	400	0,96 : 3,04	± 0,04	± 0,088	0,46
359, 360	28	81	109	1,03 : 2,97	± 0,03	± 0,165	0,18	—	—	—	—	—	—	—
361	19	62	81	0,94 : 3,06	± 0,06	± 0,192	0,31	—	—	—	—	—	—	—
362	21	78	99	0,83 : 3,15	± 0,15	± 0,174	0,66	—	—	—	—	—	—	—
363	23	71	94	0,98 : 3,02	± 0,02	± 0,178	0,11	—	—	—	—	—	—	—
364	32	93	125	1,02 : 2,98	± 0,02	± 0,154	0,13	—	—	—	—	—	—	—
365	28	92	120	0,93 : 3,07	± 0,07	± 0,158	0,44	—	—	—	—	—	—	—
S:e	192	597	789	0,97 : 3,03	± 0,03	± 0,092	0,48	96	304	400	0,98 : 3,04	± 0,04	± 0,088	0,46
1166	18	56	74	0,97 : 3,03	± 0,03	± 0,201	0,15	—	—	—	—	—	—	—
1167	19	54	73	1,04 : 2,96	± 0,04	± 0,202	0,20	—	—	—	—	—	—	—
1168	26	84	110	0,95 : 3,05	± 0,05	± 0,185	0,30	—	—	—	—	—	—	—
1169	14	50	64	0,88 : 3,12	± 0,12	± 0,216	0,56	—	—	—	—	—	—	—

TABELLE 4. (Forts.).

Nr. 1922	Parzellenversuche					Laboratoriumsversuche				
	Zahl der Pflanzen		Zahlenver- hältnis		D	M <sub>k</sub>	Zahl der Pflanzen		D	M <sub>k</sub>
	Weisse	Blaue	Weisse	Blaue			Weisse	Blaue		
1170	24	69	93	1,03 : 2,97	± 0,03	± 0,179	175	522	697	1,00 : 3,00
1171	20	49	69	1,16 : 2,84	± 0,16	± 0,208	286	814	1100	1,04 : 2,96
S:e	121	362	483	1,00 : 3,00	± 0,00	± 0,078	461	1336	1797	1,03 : 2,97
1134	19	46	65	1,17 : 2,83	+ 0,17	± 0,214	—	—	—	—
1135	17	37	54	1,26 : 2,74	+ 0,26	± 0,235	—	—	—	—
1136	11	36	47	0,84 : 3,06	± 0,06	± 0,252	18	32	50	1,44 : 2,56
1137	23	56	79	1,16 : 2,84	± 0,16	± 0,194	—	—	—	—
1138	20	42	62	1,20 : 2,71	± 0,20	± 0,219	13	36	49	1,08 : 2,94
S:e	90	217	307	1,17 : 2,83	± 0,17	± 0,098	31	68	99	1,25 : 2,75
1445	9	34	43	0,84 : 3,16	± 0,16	± 0,264	—	—	—	—
1446	25	87	112	0,89 : 3,11	± 0,11	± 0,163	20	78	98	0,82 : 3,18
1447	29	93	122	0,95 : 3,05	± 0,05	± 0,156	26	74	100	1,04 : 2,96
1448	19	46	65	1,17 : 2,83	± 0,17	± 0,214	—	—	—	—
1449	23	64	87	1,06 : 2,94	± 0,06	± 0,185	—	—	—	—
1450	17	41	58	1,17 : 2,83	± 0,17	± 0,227	51	145	196	1,04 : 2,96
S:e	122	365	487	1,00 : 3,00	± 0,00	± 0,078	97	297	394	0,98 : 3,02

Erklärungen zu Tabelle 4:

Nr. 16—24 (1922) = Kleinblühend Blau — in besonders starkem Lila — ♀ × Weiss mit gelben Staubbeuteln ♂;

(14—1920 × 237—1920)

Nr. 353—365 (1922) = Kleinblühend Blau — hoch gewachsen — ♀ × Weiss mit gelben Staubbeuteln ♂;

(43—1920 × 235—1920)

Nr. 1166—1171 (1922) = Reziproke Kreuzung der Vorigen.

Nr. 1134—1138 (1922) = Weiss mit gelben Staubbeuteln ♀ × Kleinblühend Blau — niedrig — ♂; (235—1920 × 495—1920).

Nr. 1445—1450 (1922) = Reziproke Kreuzung der Vorigen.



TABELLE 5. Spaltungszahlen Sommer 1922 in  $F_2$  aus künstlichen Parzellen- und

Nr. 1922	Parzellenversuche						
	Zahl der Pflanzen			Zahlenver- hältnis Weisse : Blaue	D	$M_k$	$D/M_k$
	Weisse	Blaue	S:e				
432, 433	53	110	163	1,30 : 2,70	$\pm 0,30$	$\pm 0,135$	2,22
516	7	22	29	0,97 : 3,03	$\pm 0,03$	$\pm 0,321$	0,09
518	27	60	87	1,24 : 2,76	$\pm 0,24$	$\pm 0,185$	1,29
S:e	34	82	116	1,17 : 2,83	$\pm 0,17$	$\pm 0,160$	1,06
432 + 433 + 516 + 518 }	87	192	279	1,25 : 2,75	$\pm 0,25$	$\pm 0,103$	2,13
439, 440	41	115	156	1,05 : 2,95	$\pm 0,05$	$\pm 0,138$	0,36
442	39	87	126	1,24 : 2,76	$\pm 0,24$	$\pm 0,154$	1,56
443	25	86	111	0,90 : 3,10	$\pm 0,10$	$\pm 0,164$	0,61
444	26	78	104	1,00 : 3,00	$\pm 0,00$	$\pm 0,169$	0,00
S:e	131	366	497	1,05 : 2,95	$\pm 0,05$	$\pm 0,078$	0,64
1482	19	46	65	1,17 : 2,83	$\pm 0,17$	$\pm 0,215$	0,81
1482 + die letzte S:e }	150	412	562	1,07 : 2,93	$\pm 0,07$	$\pm 0,073$	0,96
1139	16	46	62	1,03 : 2,97	$\pm 0,03$	$\pm 0,219$	0,14
1140	10	39	49	0,82 : 3,18	$\pm 0,18$	$\pm 0,247$	0,73
S:e	26	85	111	0,94 : 3,06	$\pm 0,06$	$\pm 0,164$	0,37
1498	7	51	58	0,48 : 3,52	$\pm 0,52$	$\pm 0,227$	2,29
1499	5	25	30	0,67 : 3,33	$\pm 0,33$	$\pm 0,318$	1,04
1500	12	46	58	0,83 : 3,17	$\pm 0,17$	$\pm 0,227$	0,75
S:e	24	122	146	0,66 : 3,34	$\pm 0,34$	$\pm 0,143$	2,38
1139 + 1140 + (1498—1500) }	50	207	257	0,78 : 3,22	$\pm 0,22$	$\pm 0,108$	2,04

## Erklärungen zu Tabelle 5:

Nr. 432—433 (1922) = Rückkreuzung: »Weiss mit gelben Staubbeuteln»  $\times$  grossblühend Blau]  $F_1$  ♀  $\times$  »Weiss mit gelben Staubbeuteln» ♂;  $F_2$  der Rückkreuzung.

([43—1919  $\times$  675—1919] ♀  $\times$  180—1920 ♂)

Nr. 516, 518 (1922) =  $F_2$  aus der reziproken Kreuzung der Vorigen: »Weiss mit gelben Staubbeuteln» ♀  $\times$  »Weiss mit gelben Staubbeuteln»  $\times$  grossblühend Blau]  $F_1$  ♂.

(180—1920 ♀  $\times$  [43—1919  $\times$  675—1919] ♂)

**Kreuzungen »Weiss mit gelben Staubbeuteln«  $\times$  grossblühend Blau;  
Laboratoriumsversuche.**

Laboratoriumsversuche						
Zahl der Pflanzen			Zahlenver- hältnis Weisse : Blauc	D	M <sub>k</sub>	D/M <sub>k</sub>
Weisse	Blauc	See				
50	200	250	0,80 : 3,20	$\pm 0,20$	$\pm 0,109$	1,83
39	109	148	1,05 : 2,95	$\pm 0,05$	$\pm 0,142$	0,35
39	109	148	1,05 : 2,95	$\pm 0,05$	$\pm 0,142$	0,35
89	309	398	0,89 : 3,11	$\pm 0,11$	$\pm 0,086$	1,28
—	—	—	—	—	—	—
22	77	99	0,89 : 3,11	$\pm 0,11$	$\pm 0,174$	0,63
214	676	890	0,86 : 3,04	$\pm 0,04$	$\pm 0,058$	0,69
236	753	989	0,95 : 3,05	$\pm 0,05$	$\pm 0,055$	0,91
—	—	—	—	—	—	—
75	223	298	1,01 : 2,99	$\pm 0,01$	$\pm 0,100$	0,10
75	223	298	1,01 : 2,99	$\pm 0,01$	$\pm 0,100$	0,10
14	34	48	1,17 : 2,83	$\pm 0,17$	$\pm 0,250$	0,68
47	148	195	0,96 : 3,04	$\pm 0,04$	$\pm 0,124$	0,32
61	182	243	1,00 : 3,00	$\pm 0,00$	$\pm 0,111$	0,00
136	405	541	1,01 : 2,99	$\pm 0,01$	$\pm 0,074$	0,14

Nr. 439, 440, 443, 444 (1922) = Rückkreuzung: [»Weiss mit gelben Staubbeuteln«  $\times$  grossblühend Blau] F<sub>1</sub> ♀  $\times$  grossblühend Blau ♂; F<sub>2</sub> der Rückkreuzung.  
([43—1919  $\times$  675—1919]  $\times$  524—1920)

Nr. 1482 (1922) = F<sub>2</sub> aus der reziproken Kreuzung der Vorigen: Grossblühend Blau ♀  $\times$  [»Weiss mit gelben Staubbeuteln«  $\times$  grossblühend Blau] F<sub>1</sub> ♂.  
(524—1920  $\times$  [43—1919  $\times$  675—1919])

Nr. 1139, 1140 (1922) = »Weiss mit gelben Staubbeuteln« ♀  $\times$  grossblühend Blau ♂.  
(253—1920  $\times$  549—1920)

Nr. 1498—1500 (1922) = Reziproke Kreuzung der Vorigen.  
(549—1920  $\times$  253—1920)

TABELLE 6. Spaltungszahlen aus artifizien —  $F_2$  (1922) — und spontanen Kreuzungen —  $F_4$  (1922) — » Weiss mit gelben Staubbeuteln »  $\times$  » Weiss mit blauen Staubbeuteln »; Parzellen- und Laboratoriumsversuche.

Nr. 1922	Parzellenversuche						Laboratoriumsversuche					
	Zahl der Pflanzen			D	M <sub>k</sub>	D/M <sub>k</sub>	Zahl der Pflanzen			D	M <sub>k</sub>	D/M <sub>k</sub>
	Weisse mit gelben Staub- beuteln	Weisse od. Blaue mit blauen Staubbeuteln	S:e				Weisse od. Blaue mit blauen Staubbeuteln	S:e				
1142	10	31	41	± 0,02	± 0,270	0,07	—	—	—	—	—	—
1143	22	49	71	± 0,24	± 0,205	1,17	—	—	—	—	—	—
1144	18	38	56	± 0,28	± 0,231	1,25	—	—	—	—	—	—
1145	16	46	62	± 0,03	± 0,219	0,14	37	109	1,01 : 2,99	± 0,01	± 0,143	0,07
1146	13	41	54	± 0,04	± 0,225	0,17	25	75	1,00 : 3,00	± 0,00	± 0,173	0,00
1147	13	42	55	± 0,05	± 0,222	0,21	—	—	—	—	—	—
S:e	92	247	339	± 0,09	± 0,094	0,96	62	184	1,01 : 2,99	± 0,01	± 0,110	0,00
578	48	125	173	± 0,11	± 0,132	0,82	—	—	—	—	—	—
579	68	158	226	± 0,20	± 0,115	1,72	154	491	0,96 : 3,04	± 0,04	± 0,088	0,20
580	39	87	126	± 0,24	± 0,154	1,55	—	—	—	—	—	—
583	37	101	138	± 0,07	± 0,142	0,46	—	—	—	—	—	—
599	40	100	140	± 0,14	± 0,146	0,96	—	—	—	—	—	—
600	49	128	177	± 0,11	± 0,130	0,85	—	—	—	—	—	—
601	53	111	164	± 0,29	± 0,125	2,15	—	—	—	—	—	—
602	16	49	65	± 0,02	± 0,214	0,09	—	—	—	—	—	—
618	24	56	80	± 0,20	± 0,102	1,04	—	—	—	—	—	—
619	38	98	136	± 0,11	± 0,146	0,74	—	—	—	—	—	—
620	20	53	73	± 0,09	± 0,202	0,45	178	470	1,10 : 2,99	± 0,10	± 0,088	1,17
636	25	55	80	± 0,25	± 0,102	1,29	—	—	—	—	—	—

**TABELLE 6. (Forts.).**

[illegible]

Erklärungen zu Tabelle 6.

Nr. 1142 1147 (1922) = »Weiss mit gelben Staubbeuteln« ♀ × »Weiss mit blauen Staubbeuteln« ♂.  
(235 - 1920 × 262 1920).

Nr. 578 und Folgende (1922) = Spaltende  $F_1$ -Nachkommenschaften nach spontaner Kreuzung.  
(183—184 1920 [ $F_1$ ]; vgl. Tab. 3!).

»Weisse mit gelben Staubbeuteln« und 1565 Individuen mit blauer Staubbeutelfarbe. Das Verhältnis Pflanzen mit blauen Staubbeuteln : Pflanzen mit gelben Staubbeuteln ist hier  $2,99 : 1,01$ ,  $D/m_k = 0,26$ . Weil die Fehlerquellen — verschieden tiefes Säen und ungleichmässige Bewässerung u. s. w., — die in den Parzellenversuchen zur Geltung kommen könnten, in den Laboratoriumsversuchen ausgeschlossen sind, muss den Zahlen der Laboratoriumsversuche vollkommen ausschlaggebende Bedeutung beigelegt werden. Darum muss bei dieser Kreuzung regelmässige, einfache Spaltung der Staubbeutelfarbe vorliegen. Dass dies der Fall sein muss, geht auch mit aller wünschenswerten Deutlichkeit aus den bei künstlicher Kreuzung — die  $F_2$ -Nummern 1142—1147 (1922) — erhaltenen und in Tabelle 6 mitgeteilten Spaltungszahlen hervor. In den Parzellenversuchen hatten von 339  $F_2$ -Pflanzen 247 blaue Staubbeutel, 92 gelbe, in den Laboratoriumsversuchen von 246  $F_2$ -Pflanzen 184 blaue Staubbeutel und 62 gelbe. Das Verhältnis Pflanzen mit blauen Staubbeuteln : Pflanzen mit gelben Staubbeuteln beträgt hier  $2,91 : 1,09$ , bzw.  $2,99 : 1,01$  —  $D/m_k$  0,96, bzw. 0,99.

Dass man dem Feststellen der Spaltungszahlen, hinsichtlich der Blüten- oder richtiger Staubbeutelfarbe, die Keim- und Keimpflanzenuntersuchungen zu Grunde legen konnte, verdankt man der absoluten Korrelation, die zwischen blauer Staubbeutelfarbe und dem Vorhandensein von Anthocyan im Hypokotyl während des Keim- bzw. Keimpflanzenstadiums zu herrschen scheint. Schon im Frühjahr 1920 hatte ich dieses Korrelationsverhältnis beobachtet. In den Parzellenversuchen neben einander ausgesäte Eltern- und  $F_2$ -Linien hatten oft so auffallende Verschiedenheiten hinsichtlich des Gehalts der Keimpflanzen an Anthocyan gezeigt, dass eine eingehende Untersuchung dieser Tatsache eingeleitet wurde. Hierdurch wurde sofort klargelegt, dass alle reinen Linien, »Weisse mit gelben Staubbeuteln«, des Anthocyans vollständig entbehrten, während reine Linien der übrigen Blütenfarbentypen durchgehend mehr oder weniger stark anthocyanhaltig waren. Auch konnte dabei festgestellt werden, dass  $F_2$ -Nachkommenschaften aller vorhandenen Kreuzungen zwischen »Weiss mit gelben Staubbeuteln« und anderen Blütenfarbentypen deutliche Spaltung der Anthocyanfärbung der Keimpflanzen aufwiesen. Diese Färbung war am kräftigsten kurz vor oder während der Zeit des Entfaltens der Keimblätter. Bei dem fortgesetzten Entwickeln verfärbten sich die Pflanzen sehr bald und nach nur ein Paar Tagen konnte die Färbung nicht mehr mit Sicherheit konstatiert werden. Die Versuche — sowohl 1920 als 1921 — auf dem Felde die Relation der anthocyanhaltigen zu den anthocyanfreien Pflan-

zen festzustellen, sind darum auf allzu grosse Schwierigkeiten gestossen. Ein Versuch, die Zahl der Pflanzen mit und ohne Anthocyan in verschiedenen Eltern- und  $F_2$ -Linien, im Samenkontrolllaboratorium in Svalöf — Frühjahr 1922 — zu konstatieren, ist dagegen sehr gut ausgefallen. Als die Feldversuche des Jahres zu Ende gebracht waren, sind sie darum im Laufe des Herbstes möglichst durch entsprechende Laboratoriumsuntersuchungen vervollständigt worden. Nach der neuen Aussaat übrig gebliebene samenreichere spaltende Nummern der Parzellenversuche 1922 sind soweit wie möglich in Partien von 50 Samen zur Keimung im Keimapparat von JACOBSEN eingelegt worden. Am vierten Tage war die Keimung im allgemeinen so weit, dass die Anthocyanbestimmung anstandslos und ohne Schwierigkeit durchgeführt werden konnte. Wie aus Fig. 1 ersichtlich, ist die Anthocyanfarbe auf den während der Keimung nutierenden Teil des Hypokotyls beschränkt; die am kräftigsten rote oder rotbraunviolette Farbe findet man dicht unter den Keimblättern. Es hat sich herausgestellt, dass die Anthocyanfarbe auch in den konstanten Linien innerhalb ziemlich weiter Grenzen vom kräftigsten rotviolett bis zum schmutzigsten braungrün schwankt. Auch die am wenigsten anthocyanhaltigen Pflanzen fallen doch durch ihren von den rein hellgrünen, anthocyanfreien Pflanzen deutlich sich abhebenden Farbenton fast immer sofort in die Augen. Nur in einzelnen Fällen konnte das Vorhandensein des Anthocyans erst mit Hilfe einer Lupe konstatiert werden, und darum hat man sich bei der Schlusskontrolle sämtlicher ausgelesener anthocyanfreier Pflanzen immer einer solchen bedient.

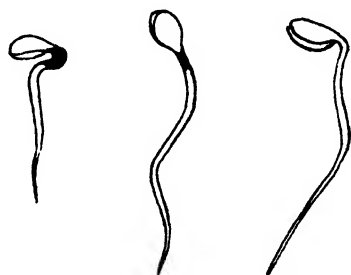


Fig. 1. Drei Keimpflanzen aus den hinsichtlich der Blütenfarbe spaltenden Nummer 1168 (1922). Die Pflanze links ist die am meisten, die mittlere die am wenigsten anthocyanhaltige aller anthocyanführenden Pflanzen; die Pflanze rechts anthocyanfrei. Die Anthocyanfärbung ist durch Schraffieren des Hypokotyls dicht unter den Keimblättern markiert. (1:1.)

Um endgiltig zu entscheiden, ob alle »Weisse mit gelben Staubbeuteln« tatsächlich immer Anthocyan entbehrten und auch ob alle »Nicht Weisse mit gelben Staubbeuteln« immer, während einer bestimmten Zeit der Keimung anthocyanhaltig waren, sind im Herbst viele Nummern von beiden Gattungen in dieser Hinsicht im Laboratorium geprüft worden. Von 1047 Keimpflanzen aus Samen von klein- und blaublütigen Mutterpflanzen sind 1046 anthocyanhaltig gewesen, nur

eine einzige Pflanze anthocyanfrei, diese offenbar aus einem beim Dreschen eingemengten Samen einer weissblühenden Pflanze mit gelben Staubbeuteln stammend. Alle (496) Keimpflanzen in den Laboratoriumsversuchen aus Samen konstanter, weissblühender Mutterpflanzen mit blauen Staubbeuteln sind auch deutlich anthocyanhaltig gewesen. Die klein- und weissblühenden Mutterpflanzen mit gelben Staubbeuteln haben aber nur sehr selten reine anthocyanfreie Nachkommenschaften ergeben.

Schon in der Einleitung wurde hervorgehoben, dass spontane Kreuzungen zwischen blau- und weissblühendem Lein in den Versuchspartellen wiederholt beobachtet worden sind. Da aber alle bei den Laboratoriumsversuchen gebrauchten Sämereien aus nicht isolierten Mutterpflanzen stammten, ist also immer Möglichkeit zu spontaner Einkreuzung vorhanden gewesen. Auch der von mir in den Versuchen benutzte weissblühende Leintypus mit gelben Staubbeuteln hat einen für Kreuzpollinierung besser geeigneten Blütenbau und demgemäss häufiger vorkommende spontane Einkreuzungen, als alle anderen kleinblütigen Leintypen gezeigt. Es war deshalb zu erwarten, dass von 3302 aus Samen klein- und weissblütiger Mutterpflanzen erhaltene Keimpflanzen 29 oder 0,87 % sich durch ihren Anthocyangehalt als spontane Einkreuzungen erwiesen. Immer wenn konstante Linien von »Weissblütigen mit gelben Staubbeuteln« und Linien anderer Blütenfarbe neben einander angebaut wurden, war auch in den Feldversuchen normalerweise der Prozentsatz spontaner Einkreuzungen circa 1 %. Samen weissblühender Pflanzen mit gelben Staubbeuteln aus spaltenden  $F_2$ - oder  $F_3$ -Nummern — Schwesterpflanzen, Pflanzen anderer Staubbeutel Farbe — haben doch bisweilen ein bedeutend höheres spontanes Einkreuzungsprozent ergeben. Als Beispiel sei der Fall angeführt, wo in den Laboratoriumsversuchen die meisten Einkreuzungen gefunden wurden: 894 (200 + 694) Samen zweier weissblühender Pflanzen mit gelben Staubbeuteln aus einer spaltenden  $F_3$ -Linie (aus der Kreuzung Weiss mit gelben Staubbeuteln ♀ × Weiss mit blauen Staubbeuteln ♂) gaben in  $F_4$  865 (185 + 680) anthocyanfreie (weisse mit gelben Staubbeuteln) und 29 (15 + 14) anthocyanhaltige (nicht Weiss mit gelben Staubbeuteln) oder mit anderen Worten 3,24 % (7,5, bzw. 2,02 %) spontaner Einkreuzungen.

Bei allen blaublühenden Typen von gewöhnlichem kleinblütigem Lein hat man in den Svalöfer Versuchen einen für Selbstpollinierung besonders geeigneten Blütenbau gefunden: Nur in einigen wenigen blaublühenden Linien sind in den vergangenen Jahren einzelne spontane

Kreuzungen mit anderen Blütenfarben als denen der Eltern konstatiert worden, dies in bezug auf sowohl homozygotisch als heterozygotisch blaue Farbe. Da hier der Prozentsatz spontaner Einkreuzungen nur ein Bruchteil eines Prozents ist, ist ja ohne weiteres klar, wie wenig dieser auf die hier behandelten Spaltungszahlen einwirken konnte. Wenn der für Kreuzungspollinierung besser geeignete Blütenbau des weissen Typus mit gelben Staubbeuteln bei Kreuzung dominiert hätte, wäre natürlich auch der Sachverhalt anders gewesen. Um Nachkommenschaften aus isolierten und nicht isolierten Samen zu vergleichen, sind in den letzten Sommern Isolierungen in ziemlich grossem Umfang ausgeführt worden. Die aus isolierten und nicht isolierten Samen erhaltenen Spaltungszahlen haben einander in allen näher untersuchten Fällen ziemlich gut entsprochen (vergl. Tab. 7), nur in einem Falle sind die Abweichungen vom theoretischen Verhältnis 3 Blau : 1 Weiss ausserhalb 3 Mal des mittleren Fehlers gefallen.

Die oben mitgeteilten Versuchsergebnisse zeigen mit aller wünschenswerten Deutlichkeit für die von mir gebrauchten Leinsorten, dass sie bei Kreuzung untereinander Spaltungsverhältnisse zeigen, die mit der Mendelschen Regel vollkommen übereinstimmen. Es sei bemerkt, dass die von mir gebrauchte weissblühende Leinsorte mit gelben Staubbeuteln in einer Hauptbeziehung, nämlich hinsichtlich der Samenfarbe von derjenigen von TINE TAMMES verwendeten abweicht. Während TINE TAMMES' weissblühender Lein mit gelben Staubbeuteln grünlich gelbe Samen hat, gab meine Sorte normal braune. Ich habe also zunächst durch meine Versuche konstatieren können, dass nicht alle weissblühenden Leinsorten mit gelben Staubbeuteln bei Kreuzung mit anderen Blütenfarbentypen herabgesetzte Vitalität der Gametenkombination: Weissblühende  $\times$  Weissblühende zeigten. Die von mir untersuchte Sorte hat in sämtlichen ausgeführten Kreuzungen in allen verschiedenen Gametenkombinationen dieselbe Vitalität gezeigt.

Gute Keimkraft ist bei einer eingehenden Untersuchung sämtlicher bei den Kreuzungen gebrauchten Leinsorten konstatiert worden. Bei allen kann die Keimfähigkeit als befriedigend bezeichnet werden. Von 4400 eingekeimten vorjährigen Samen des weiss- und kleinblütigen Leines mit gelben Staubbeuteln hatten 4346 oder 98,8 % am zweiten oder dritten Tag nach dem Einkeimen im JACOBSEN'schen Apparat gekeimt, die anderen 56 Samen (= 1,2 %) waren tot. Von gewöhnlichem blaublühendem Lein haben in ähnlichen Keimversuchen von 1050 Samen 1047 oder 99,7 % gekeimt, während 3 oder 0,3 % tot waren. Von weissblühendem Lein mit blauen Staubbeuteln haben von 600



TABELLE 7. Vergleich zwischen den Spaltungszahlen isolierter und

Nr.	Isolierte Samen						
	Zahl der Pflanzen			Zahlenver- hältnis Weisse : Blaue	D	M <sub>k</sub>	D/M <sub>k</sub>
	Weisse	Blaue	S:e				
<b>1921</b>							
426, 427	8	27	35	0,91 : 3,09	± 0,09	± 0,292	0,31
428, 429	3	11	14	0,86 : 3,14	± 0,14	± 0,462	0,30
432, 433	7	21	28	1,00 : 3,00	± 0,00	± 0,327	0,00
438, 439	1	15	16	0,25 : 3,75	± 0,75	± 0,483	1,73
440, 441	17	32	49	1,39 : 2,61	± 0,39	± 0,247	1,58
S:e	36	106	142	1,01 : 2,99	± 0,01	± 0,145	0,07
447, 448	6	15	21	1,14 : 2,86	± 0,14	± 0,378	0,37
456, 457	7	30	37	0,76 : 3,24	± 0,24	± 0,284	0,85
458, 459	6	18	24	1,00 : 3,00	± 0,00	± 0,353	0,00
S:e	19	63	82	0,93 : 3,07	± 0,07	± 0,191	0,37
481, 482	1	7	8	0,50 : 3,50	± 0,50	± 0,612	0,82
483, 484	10	17	27	1,18 : 2,52	± 0,48	± 0,333	1,44
485, 486	9	37	46	0,78 : 3,22	± 0,22	± 0,255	0,86
489, 490	5	18	23	0,87 : 3,13	± 0,13	± 0,361	0,36
S:e	25	79	104	0,98 : 3,04	± 0,04	± 0,169	0,24
520, 521	5	13	18	1,11 : 2,89	± 0,11	± 0,408	0,27
526, 527	6	38	44	0,55 : 3,45	± 0,45	± 0,261	1,72
528, 529	3	13	16	0,75 : 3,25	± 0,25	± 0,433	0,58
S:e	14	64	78	0,72 : 3,28	± 0,28	± 0,196	1,42
<b>1922</b>							
16, 17	2	7	9	0,89 : 3,11	± 0,11	± 0,577	0,19
18, 19	12	40	52	0,92 : 3,08	± 0,08	± 0,240	0,33
S:e	14	47	61	0,92 : 3,08	± 0,08	± 0,221	0,36
353, 354	1	3	4	1,00 : 3,00	± 0,00	± 0,866	0,00
355, 356	7	8	15	1,87 : 2,13	± 0,87	± 0,447	1,84
357, 358	0	6	6	0,00 : 4,00	± 1,00	± 0,707	1,41
359, 360	3	9	12	1,00 : 3,00	± 0,00	± 0,500	0,00
S:e	11	26	37	1,19 : 2,81	± 0,19	± 0,284	0,87
594, 595	3	9	12	1,00 : 3,00	± 0,00	± 0,500	0,00
596, 597	20	34	54	1,48 : 2,52	± 0,48	± 0,235	2,04
S:e	23	43	66	1,39 : 2,61	± 0,39	± 0,213	1,83

*nicht isolierter Samen aus den Sommern 1921 und 1922.*

Nicht isolierte Samen						
Zahl der Pflanzen			Zahlenver- hältnis Weisse : Blaue	D	M <sub>k</sub>	D/M <sub>k</sub>
Weisse	Blaue	Se				
13	48	61	0,85 : 3,15	± 0,15	± 0,221	0,68
23	69	92	1,00 : 3,00	± 0,00	± 0,180	0,00
16	37	53	1,21 : 2,79	± 0,21	± 0,237	0,89
60	152	212	1,13 : 2,87	± 0,13	± 0,118	1,10
27	83	110	0,98 : 3,02	± 0,02	± 0,165	0,12
139	389	528	1,05 : 2,95	± 0,05	± 0,075	0,67
25	137	162	0,82 : 3,38	± 0,38	± 0,136	2,73
41	57	98	1,67 : 2,33	± 0,67	± 0,174	3,85
17	71	88	0,77 : 3,23	± 0,23	± 0,184	1,25
83	265	348	0,95 : 3,05	± 0,05	± 0,093	0,54
23	55	78	1,18 : 2,82	± 0,18	± 0,196	0,92
33	101	134	0,98 : 3,02	± 0,02	± 0,149	0,13
23	49	72	1,28 : 2,72	± 0,28	± 0,204	1,37
41	99	140	1,17 : 2,83	± 0,17	± 0,146	1,16
120	304	424	1,13 : 2,87	± 0,13	± 0,084	1,54
10	27	37	1,08 : 2,92	± 0,08	± 0,284	0,28
5	12	17	1,18 : 2,82	± 0,18	± 0,420	0,43
10	30	40	1,00 : 3,00	± 0,00	± 0,273	0,00
25	69	94	1,06 : 2,94	± 0,06	± 0,178	0,34
23	52	75	1,23 : 2,77	± 0,23	± 0,200	1,15
22	72	94	0,94 : 3,06	± 0,06	± 0,178	0,34
45	124	169	1,07 : 2,93	± 0,07	± 0,133	0,53
11	34	45	0,98 : 3,02	± 0,02	± 0,258	0,08
18	37	55	1,31 : 2,69	± 0,31	± 0,233	1,33
4	32	36	0,44 : 3,56	± 0,56	± 0,288	1,94
25	72	97	1,03 : 2,97	± 0,03	± 0,176	0,17
58	175	233	0,99 : 3,01	± 0,01	± 0,113	0,09
5	23	28	0,71 : 3,29	± 0,29	± 0,327	0,89
17	50	67	1,01 : 2,99	± 0,01	± 0,211	0,05
22	73	95	0,93 : 3,07	± 0,07	± 0,177	0,40

Samen 593 oder 98,8 % gekeimt, 7 oder 1,2 % waren tot. Von 10,000 Samen heterozygotischer blaublühender Mutterpflanzen haben 9961 oder 99,6 % gekeimt, während 39 oder 0,4 % sich als tot entpuppten. Die Prozentsätze gekeimter und toter Samen von heterozygotischen Hellblaublühenden und heterozygotischen Weissblühenden mit blauen Staubbeuteln sind 99,5 und 0,5, bzw. 99,6 und 0,4 gewesen. Mangelnde Keimkraft der von mir untersuchten weissblühenden Leinsorten scheint also wohl ausser Frage zu sein, was besonders hervorgehoben werden muss, da TINE TAMMES in ihren Versuchen bedeutend herabgesetzte Keimkraft sowohl des weissblühenden Leines mit gelben, als auch des weissblühenden mit blauen Staubbeuteln konstatieren konnte. Für »Weissblühenden mit gelben Staubbeuteln« gibt sie mehr als 11 % niedrigere Keimfähigkeit an, als für die blaublühenden Leinsorten.

Als eine andere Ursache des Defizits weissblühender Pflanzen in spaltenden Linien bei der Kreuzung: weissblühender  $\times$  blaublühender Lein hebt TINE TAMMES die niedrigere Samenzahl pro Kapsel der weissblühenden Leinsorten hervor. Für weissblühenden Lein mit gelben Staubbeuteln gibt sie 7,31 Samen pro Kapsel an (2412 Samen in 330 Kapseln), für gewöhnlichen blaublühenden Lein 8,78 Samen pro Kapsel (1851 Samen in 211 Kapseln) und für  $F_2$ -Pflanzen der Kreuzung dieser Sorten ein Mittel von 8,38 Samen pro Kapsel. Entsprechende von mir gefundene Zahlen sind für weissblühenden Lein mit gelben Staubbeuteln 8,60 Samen pro Kapsel (7694 Samen in 895 Kapseln), für gewöhnlichen blaublühenden Lein 9,38 Samen pro Kapsel (3418 Samen in 365 Kapseln) und für heterozygotisch blaublühenden Lein 9,27 Samen pro Kapsel (2949 Samen in 318 Kapseln). Die von mir gefundenen Samenzahlen pro Kapsel bei verschiedenen Blütenfarbentypen sind in Tabelle 8 zu finden. Es ist hier besonders interessant, die Samenzahlen weiss- und blaublühender Schwesterindividuen in denselben  $F_2$ -Nummern der Kreuzung »Weiss mit gelben Staubbeuteln«  $\times$  »gewöhnlich Blau« zu vergleichen. Die Blaublühenden sind hier jedenfalls sowohl heterozygotisch wie homozygotisch blau, doch ist in allen 5 in Frage kommenden Nummern, die Samenzahl pro Kapsel für »Weiss mit gelben Staubbeuteln« etwas grösser als für »Blau«. Die erhaltenen Zahlen der Samenzahl pro Kapsel bei den von mir in meinen Versuchen geprüften verschiedenen Leintypen deuten also gar nicht darauf hin, dass Verschiedenheiten zwischen den Blütenfarbentypen vorhanden sind, die die Spaltungszahlen beeinflussen können.

Da die Laboratoriumsversuche für alle von mir geprüften Leinsorten gute Keimfähigkeit gezeigt haben, die Parzellversuche aber oft

TABELLE 8. Zahl der Samen pro Kapsel verschiedener Blütenfarbentypen.

Blütenfarbentypus	Nr. 1922	Linie	Zahl der Samen	Zahl der Kapseln	Zahl der Samen pro Kapsel. Mittel
»Weiss mit gelben Staubbeuteln« .....	1141	$P$	2037	244	8,35
	1144	$F_2$	1233	144	8,35
	1147	$F_2$	327	38	8,61
	1148	$P$	1941	219	8,86
	1169	$F_2$	850	98	8,67
	1170	$F_2$	765	87	8,79
	1442	$F_2$	216	28	7,71
	1445	$F_2$	325	37	8,78
Gewöhnlicher blaublühender Lein .....	S:e	—	7694	895	8,60
	352	$P$	3418	365	9,36
Heterozygotischer blaublühender Lein .....	357	$F_2$	2949	318	9,27
Homo- + heterozygotischer blaublühender Lein .....	1147	$F_2$	635	75	8,47
	1169	$F_2$	4063	479	8,48
	1170	$F_2$	1857	212	8,76
	1442	$F_2$	453	61	7,43
	1445	$F_2$	3278	379	8,65
	S:e	—	10286	1206	8,53
»Weiss mit blauen Staubbeuteln« .....	1144	$F_2$	474	58	8,17
	1234	$P$	2599	334	7,78
	1442	$F_2$	587	75	7,83
	S:e	—	3660	467	7,84
Heterozygotischer hellblau- blühender Lein ...	1144	$F_2$	1416	178	7,96
	1147	$F_2$	902	101	8,93
	1442	$F_2$	1300	157	8,28
	S:e	—	3618	436	8,28

sehr ungleichmässige und dies wohl nur von ungleichmässiger Saattiefe abhängig sein kann, habe ich im Einvernehmen mit dem Assistenten der Samenkontrollabteilung des Schwedischen Saatzuchtvereins in

TABELLE 9. *Keimkraftversuche mit Lein verschiedener*

Datum	Saattiefe 2 cm. Volle Bewässerung				Saattiefe 3 cm. Volle Bewässerung						Saattiefe 4 cm. Volle Bewässerung		
	Aufgelaufene Keimpflanzen		Keimpflanzen im Boden		Aufgelaufene Keimpflanzen			Keimpflanzen im Boden			Aufgelaufene Keimpflanzen		
	Nr. 371	Nr. 1172	Nr. 371	Nr. 1172	Nr. 371	Nr. 1168	Nr. 1172	Nr. 371	Nr. 1168	Nr. 1172	Nr. 371	Nr. 1168	Nr. 1172
13/11	22	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
14/11	44	26	—	8	—	—	—	—	—	—	—	—	—
15/11	46	34	—	16	19	2	—	16	—	—	—	—	—
16/11	46 <sup>1</sup>	50 <sup>2</sup>	—	—	43	13	—	1	6	3	4	—	—
17/11	47	—	—	—	46	39	14	1	8	11	15	—	—
18/11	—	—	—	—	47	1	29	1	1	15	22	1	—
19/11	—	—	—	—	48 <sup>3</sup>	47 <sup>4</sup>	44 <sup>5</sup>	—	—	—	26	3	—
20/11	—	—	—	—	—	—	44	—	—	2	28	4	—
21/11	—	—	—	—	—	—	44	—	—	3	30	7	—
22/11	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	32	7	—
23/11	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4	33	7	—
24/11	—	—	—	—	48	47	44	2	—	6	33 <sup>6</sup>	7 <sup>7</sup>	0 <sup>8</sup>

Svalöf, Herrn Cand. Phil. HARRY CHRISTOFFERSSON, einige Versuche eingeleitet, um die Keimkraft der Pflanzen verschiedener Blütenfarbentypen zu ermitteln. Die Versuche wurden nach HILTNER'S Methode für Keimkraftermittlung ausgeführt. Vergl. HILTNER und IHSEN (1911, S. 49), SCHAFFNIT (1912, S. 633—634) und HENNING (1916, S. 285).

Die Samen wurden in sterilisiertem Backsteinmehl in Glasschalen ausgesät und mit einem 2,3 bzw. 4 cm dickem Lager desselben Materials bedeckt. Neben einer Versuchsserie mit normaler Bewässerung ist

<sup>1</sup> Mittlere Keimpflanzenlänge 21,52 mm.; die 3 übrigen Samen tot.

<sup>2</sup> » » 10,58 » .

<sup>3</sup> » » 16,75 » .

<sup>4</sup> » » 9,66 » ; von den 3 übrigen Samen 1 tot, die beiden Anderen gekeimt und am 24. XI. bzw. 32 und 34 mm. lang (Wurzel unberechnet).

<sup>5</sup> Mittlere Keimpflanzenlänge 3,47 mm.

<sup>6</sup> » » 8,50 » ; von den 10 übrigen Samen 5 tot und 5 gekeimt, bzw. 4,5, 4,5, 4,4 und 3,8 mm. lang (Wurzel unberechnet).

<sup>7</sup> Mittlere Keimpflanzenlänge 3,88 mm.; von den 41 übrigen Samen haben alle gekeimt und die meisten sind bis oder über 4 cm. lang (Wurzel unberechnet).

<sup>8</sup> Von den 50 eingekeimten Samen haben doch nun 49 gekeimt und die meisten sind bis oder über 4 cm. lang; 1 Samen tot.

*Blütenfarbentypen; die Versuche ausgesät am 9. XI. 1922.*

Saattiefe 4 cm. Volle Bewässerung			Saattiefe 2 cm. $\frac{1}{4}$ Bewässerung				Saattiefe 3 cm. $\frac{1}{4}$ Bewässerung				Saattiefe 4 cm. $\frac{1}{4}$ Bewässerung			
Keimpflanzen im Boden			Aufgelau- fene Keim- pflanzen		Keimpflanzen im Boden		Aufgelau- fene Keim- pflanzen		Keimpflanzen im Boden		Aufgelau- fene Keim- pflanzen		Keimpflanzen im Boden	
Nr. 371	Nr. 1168	Nr. 1172	Nr. 371	Nr. 1172	Nr. 371	Nr. 1172	Nr. 371	Nr. 1172	Nr. 371	Nr. 1172	Nr. 371	Nr. 1172	Nr. 371	Nr. 1172
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
5	—	—	1	4	—	5	—	—	—	—	—	—	—	—
4	3	—	1	9	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	3	10	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—
5	3	—	4	12	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
8	1	—	5	13	3	3	—	—	—	—	—	—	—	—
6	1	—	8	16	3	1	—	—	—	—	—	—	—	—
5	2	—	9*	17**	4	1	—	—	—	—	—	—	—	—
7	2	0	13 <sup>9</sup>	18 <sup>10</sup>	2	2	0 <sup>11</sup>	0 <sup>12</sup>	1	0	0 <sup>13</sup>	0 <sup>14</sup>	0	0

auch eine andere mit nur  $\frac{1}{4}$  von dieser Bewässerung ausgeführt worden. Versuchsmaterial war weissblühender Lein mit gelben Staubbeuteln und gewöhnlicher blaublühender Lein — Elternlinien — nebst einer spaltenden  $F_2$ -Linie der Kreuzung dieser beiden Typen. Die Versuchsergebnisse werden in Tab. 9 mitgeteilt. Zwar sind die ausgeführten Keimkraftversuche noch zu mangelhaft, aber doch in gewisser Beziehung so unzweideutig, dass sie schon jetzt in die Diskussion eingeführt werden können. Blaublühender Lein hat in allen Versuchen mit voller Bewässerung unzweifelhaft grössere Keimkraft gezeigt, als sowohl weissblühender Lein mit gelben Staubbeuteln wie auch die

<sup>9</sup> Von den 35 übrigen Samen 17 gekeimt, 13 gequollen und 5 tot.

<sup>10</sup> » » 30 » » 8 » » 18 » » 4 » .

<sup>11</sup> » » 50 eingekeimten Samen haben doch nun — die im Boden noch stehende Keimpflanze unberechnet — 21 im Boden gekeimt, 25 sind gequollen und 3 tot.

<sup>12</sup> Von den 50 eingekeimten Samen haben doch nun 18 gekeimt, 30 gequollen, 2 tot.

<sup>13</sup> Von den 50 eingekeimten Samen sind doch nun 48 gequollen, 2 tot.

<sup>14</sup> » » » » » » » » alle gesund, gequollen.

\* Mittlere Keimpflanzenlänge 17,77 mm.

\*\* » » » » 24,94 » .

Kreuzung dieser beiden Farbentypen miteinander. Bei einer Saattiefe von 2 cm haben zwar beide fraglichen Typen, blaublühender und weissblühender Lein, leidliche Keimkraft zu erkennen gegeben, die blaublühenden Pflanzen erschienen doch den weissblühenden hinsichtlich der Entwicklungskraft nicht unbeträchtlich überlegen. Als die blaublühenden Pflanzen eine mittlere Länge über der Erde von 21,52 mm hatten, war die mittlere Länge der Weissblühenden nur 10,58 mm. Fig. 2 soll seinerseits dieses Sachverhältnis illustrieren. Noch bei einer Saattiefe von 3 cm haben alle drei geprüften Sorten, weissblühender Lein, blaublühender Lein und deren Kreuzung miteinander, Keime



Fig. 2. Keimkraftversuch — 2 cm. Saattiefe und normale Bewässerung — mit blaublühendem (371) und weissblühendem Lein mit gelben Staubbeutel (1172). Die grössere Keimkraft des blaublühenden Leines ist an den kräftigeren Pflanzen der Nummer 371 ersichtlich.

lebender Samen ergeben, die bis zu 100 % aufgelaufen sind. Von den weissblühenden Pflanzen sind doch 12 % erst nach einer, am siebten Tage des Versuches ausgeführten wiederholten Bewässerung aufgelaufen. Die mittlere Pflanzenlänge, von der Erde gerechnet, ergibt hier einen beträchtlichen Überschuss von Entwicklungskraft, erstens hinsichtlich der Blaublühenden, zweitens hinsichtlich der Kreuzung im Vergleich mit den Weissblühenden mit gelben Staubbeutel. Die mittlere Länge der 3 Typen ist, in der oben genannten Reihenfolge 16,75, 9,66, bzw. 3,47 mm.

Eine Photographie der drei Typen in dem oben erwähnten 3-cm Versuche vom  $17/11$  wird in Fig. 3 wiedergegeben.

Erst im 4-cm Versuch mit voller Bewässerung hat weissblühender

Lein ganz klar seine absolute Minderwertigkeit hinsichtlich der Keimkraft im Vergleich mit blaublühendem Lein und der Kreuzung damit gezeigt. Wenn blaublühender Lein nach 15 Tagen 40 aufgelaufene Pflanzen hat und die Kreuzung 9, hat der weissblühende Lein noch mit keiner einzigen Pflanze das 4 cm dicke Backsteinmehllager durchbrochen. Die mittlere Pflanzenhöhe des blaublühenden Leines über der Erde war dann 8,5 mm, die der Kreuzung 3,88 mm. Eine Untersuchung der im Boden in jedem einzelnen Fall noch vorhandenen Samen oder Pflanzen liess übrigens erkennen, dass vom blaublühenden Lein alle lebenden Samen gekeimt hatten, dass aber 5 Pflanzen nicht durch die

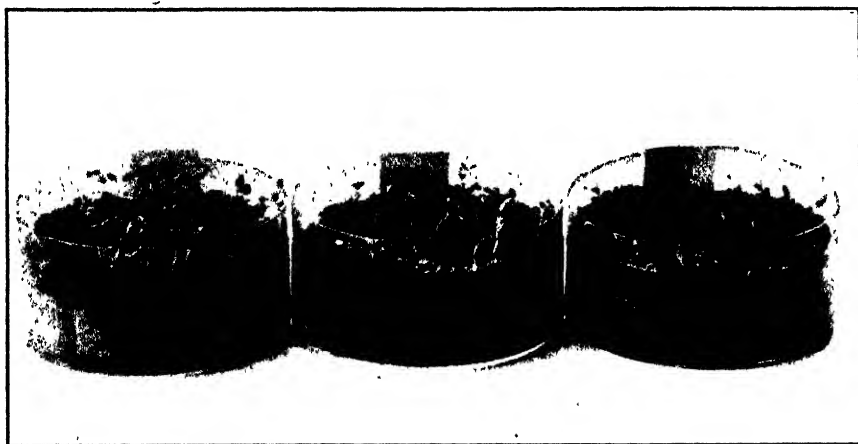


Fig. 3. Keimkraftversuch — 3 cm. Saattiefe und normale Bewässerung — mit blaublühendem (371) und weissblühendem Lein mit gelben Staubbeutel (1172) und der Kreuzung dieser beiden mit einander ( $F_2$ ; 1168). Die blaublühende Elternsorte zeigt kräftige, die weissblühende schwache und die  $F_2$ -Linie intermediäre Pflanzen.

Erdoberfläche hindurch zu dringen vermocht hatten — 5 Samen waren tot —, von der Kreuzung hatten alle Samen gekeimt, 41 Pflanzen hatten aber das 4 cm dicke Backsteinmehllager nicht durchbrechen können, vom weissblühenden Lein schliesslich hatten 49 Samen gekeimt, aber keine Pflanze war, wie schon oben erwähnt, aufgelaufen — ein Samen war tot. — Alle Pflanzen hatten einen ziemlich langen Hypokotylstamm entwickelt, und von seinen Biegungen und Windungen konnten auf fast jeder Pflanze die Anstrengungen abgelesen werden, die der Versuch, das Backsteinmehllager zu durchbrechen, verursacht hatte. (Vergl. Fig. 4.)

Die Versuchsserie mit nur  $\frac{1}{4}$  Bewässerung umfasste nur die beiden Elternsorten. Unerwarteterweise erscheint hier bei kleinster Saattiefe



weissblühender Lein dem Blaublühenden sowohl hinsichtlich der Keimkraft, als auch der Entwicklungskraft der Pflanzen beträchtlich überlegen. Nach 15 Tagen hatten von jenem 20 Pflanzen durchbrochen, von diesem nur 15. Als die mittlere Pflanzenhöhe des weissblühenden Leins 24,94 mm erreichte, war diejenige des Blaublühenden nur 17,77 mm. Der blaublühende Lein hatte 17 nicht aufgelaufene Keimpflanzen, der Weissblühende nur 8, weshalb die Zahl der gekeimten Samen für jenen etwas grösser — 32 — als für diesen — 28 — wird. Ähnlich liegen die Verhältnisse auch bei der 3 cm Saattiefe. Blaublühender Lein weist hier nach 15 Tagen 1 Pflanze an der Erdoberfläche und 21

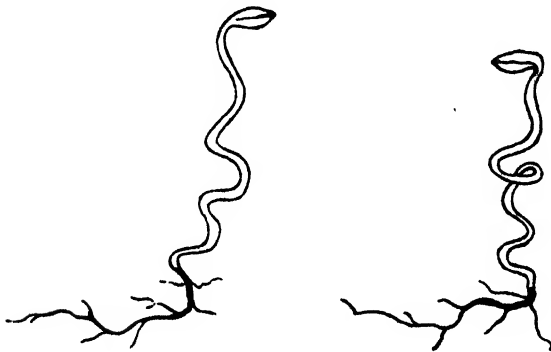


Fig. 4. Ein Paar Leinpflanzen, die in einem Keimkraftversuch mit 4 cm. Saattiefe und normaler Bewässerung nach 15 Tagen die 4 cm. dicke Backsteinmehlschicht nicht durchzubrechen vermocht haben. Die Pflanze links von weissblühendem Typus mit gelben Staubbeuteln (1172), diejenige rechts eine  $F_2$ -Pflanze aus der Kreuzung dieser mit blaublühendem Lein (1172  $\times$  371). ( $\frac{1}{1}$ .)

unter derselben auf, der Weissblühende keine an der Erdoberfläche und nur 18 Pflanzen unter derselben. Bei dem 4 cm Saattiefe hat keine Sorte eine einzige Keimpflanze zu entwickeln vermocht.

Alle ausgeführten Keimkraftversuche scheinen bei Vollbewässerung für den weissblühenden Lein ausgesprochen niedrigere Keimkraft anzuzeigen. Demgemäss geben spaltende  $F_2$ -Linien der Kreuzung weissblü-

hender  $\times$  blaublühender Lein eine gewissermassen intermediäre Keimkraftfähigkeit zu erkennen. Die Versuche sind bis jetzt viel zu wenig umfassend gewesen, als dass man daraus sichere Schlüsse ziehen könnte, sie zeigen aber eindeutig nach einer gewissen Richtung hin, weshalb als ein Notabene für die Zukunft hervorgehoben werden könnte, dass ein eventuelles Defizit weissblühender Pflanzen mit gelben Staubbeuteln in einer blau- und weissblühenden ausspaltenden Linie auf zu grosse Saattiefe zurückzuführen sein könnte. Wenn bei nur  $\frac{1}{4}$  Bewässerung und kleiner Saattiefe die »Weissen mit gelben Staubbeuteln« grössere Keimkraft als gewöhnlicher blaublühender Lein zu haben scheinen, könnte wohl ein eventuelles Defizit der Blauen durch andauernde Dürre vor und nach der Aussaat erklärt werden. Der er-

haltenen Versuchsergebnissen halber werden in der Zukunft noch Parzellenversuche mit verschiedener Saattiefe und auch verschiedener Bewässerung angestellt werden.

#### ZITIERTE LITERATUR.

1. HENNING, E. 1916. Om möjligheterna att genom skarp sortering av utsädet bekämpa sjukdomar hos sädesslagen. K. Landtbr. Akad. Handl. och Tidskr.
2. HILTNER, L. und IHSEN, G. 1911. Ueber das schlechte Auflaufen und die Auswinterung des Getreides infolge Befalls des Saatgutes durch *Fusarium*. Landwirtsch. Jahrb. für Bayern.
3. SCHAFFNIT, E. 1912. Der Schneschimmel und die übrigen durch *Fusarium nivale* CES. hervorgerufenen Krankheitserscheinungen des Getreides. Landwirtsch. Jahrb. Bd. 43.
4. TAMMES, T. 1914. Die Erklärung einer scheinbaren Ausnahme der Mendelschen Spaltungsregel. Rec. d. Trav. bot. Néerl. Vol. XI.

# CONTRIBUTIONS TO THE GENETICS OF PISUM

## IV: LEAF AXIL COLOUR AND GREY SPOTTING ON THE LEAVES

BY HANS AND OLOF TEDIN  
SVALÖF AND ÅKARP

---

ONE of the old Svalöf pedigree lines of peas, viz. 0632, has given rise to different new forms, whether by mutation or by uncontrolled crossing nothing can be definitely stated. As, however, the new characters found are not known from other lines cultivated at Svalöf, a mutation-origin seems rather probable.

0632 (fig. 1) has the following characters: marbled seed, brown hilum, purple flowers, single red ring in the leaf axil, and grey spotting on the leaves; it is thus a quite normal »*Pisum arvense*«. One of the new lines, 0651, (fig. 2) differs in the colour of the seed coat, has a double red ring in the leaf axil and has no grey spotting on the leaves; another, 0632 *a*, has normal seed coat colour but double ring and lacks grey spotting.

In order to study the genetics of the colour of the seed coat extensive crosses have been made, among others between the two new lines mentioned and several old lines of known factorial constitution; some of these have been obtained from older crossing experiments.

The study of the seed coat colour has not yet been completed, but as the inheritance of the two other characters mentioned above has become fully cleared up in the meantime, we have thought it well to publish our results as to these points already now.

### DOUBLE LEAF AXIL RING.

This character (fig. 2) has already been described by KAPPERT (1923), who found it in two crosses between red-flowering and white-flowering peas. In both crosses segregation occurred in  $F_2$  in red flowers, double ring : red flowers, single ring : white flowers, no ring after the ratio 9 : 3 : 4. KAPPERT discusses the different interpretations

possible, but as he has had no red-flowering lines without leaf axil ring he cannot definitely solve the problem. His suggestion (pag. 46) that the double ring might depend upon two factors, »one of which, we may call it *M*, is absolutely linked with the factor for coloured flowers and alone gives single ring in the leaf axil, while the second factor for double ring, *V*, has the character of an intensifying factor» (translation and italics by the present authors), cannot be correct. It is shown (TSCHERMAK 1912) that the single ring is determined by two factors, one of which, *C*, is absolutely linked (or, probably, identical)



Fig. 1. 0632. Single leaf axil ring, grey spotting on the leaves.



Fig. 2. 0651. Double leaf axil ring, no grey spotting on the leaves.

with the factor for red flowers, *A*, while the other, *D*, has no visible effect together with *cc* (*aa*), *C* (*A*) and *D* segregate independently. After the suggestion of KAPPERT *AAMM*-lines should have single ring, then, *M* should have the same effect as the *D* of TSCHERMAK. At the same time *M* should be absolutely linked with *A*, i.e. it should correspond to the *C* of TSCHERMAK. It seems to us that the mistake of KAPPERT is due to the use of several symbols for different manifestations of *A*. As in *aa*-lines no anthocyan is developed, and the seed coat is uncoloured (except black hilum) it seems best to us to treat *A* as a pleiotropic factor, the »presence» of which is necessary for the development of the characters mentioned. Then the localisation of anthocyan in the

leaf axil is dependent of still another factor,  $D$ ; the introduction of a third factor,  $C$ , absolutely linked with  $A$ , in the factorial scheme seems to us quite unnecessary, until further experiments eventually have shown the existence of several unilocal factors instead of  $A$ . If all manifestations of a single pleiotropic factor should be given a special symbol it would lead to an innumerable number of factorial symbols.

TABLE 1. Segregation in grey spotting on foliage ( $F_1$ ) and in double ( $D^w$ ) and single ( $D$ ) ring in leaf axil.  $F_2$ .

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	
Cross no.	Parents	Monohybrid segregation						Dihybrid segregation								Total	
		$F_l$			$D$			$F_l D^w$		$F_l D$		$f_l D^w$		$f_l D$			
		found		$d/m_k$	found		$d/m_k$	found		$d/m_k$	found		$d/m_k$	found			$d/m_k$
		$F_l$	$f_l$		$D^w$	$D$		found	$d/m_k$		found	$d/m_k$		found	$d/m_k$		
1	0801 × 0651	157	44	1,02	159	42	1,34	122	1,27	35	0,49	37	0,13	7	1,62	201	
2 <sup>1</sup>	0481 × 0651	72	16	1,48	60	28	1,48	48	0,32	24	2,05	12	1,23	4	0,66	88	
3 <sup>1</sup>	0651 × 0805	278	81	1,07	241	118	3,46	174	2,98	104	4,96	67	0,64	14	1,84	359	
4	0682 × 0651	444	177	2,00	459	162	0,61	333	1,32	111	0,56	126	0,98	51	2,03	621	
5	0652 × 0651	837	266	0,67	844	259	1,17	640	1,19	197	0,76	204	0,22	62	0,86	1103	
6	01001 × 0651	112	31	0,92	106	37	0,24	82	0,26	30	0,68	24	0,60	7	0,67	143	
7	0651 × <sup>100</sup> /1922	320	130	1,90	341	109	0,38	248	0,49	72	1,50	93	1,04	37	1,72	450	
8	<sup>87</sup> /1991 × 0651	39	22	2,00	46	15	0,07	30	1,11	9	0,79	16	1,50	6	1,16	61	
9	<sup>278</sup> /1922 × 0651	655	219	0,03	619	255	2,83	455	2,50	200	3,13	164	0,01	55	0,05	874	
10	<sup>271</sup> /1922 × 0651	271	101	0,96	300	72	2,51	221	1,23	50	2,62	79	1,23	22	0,26	372	
11	0158 <sup>2</sup> × 0651	322	107	0,02	311	118	1,19	235	0,64	87	0,81	76	0,55	31	0,83	429	
12	<sup>160</sup> /1922 <sup>2</sup> × 0651	145	58	1,17	156	47	0,61	111	0,45	34	0,73	45	1,25	13	0,09	203	
13	<sup>171</sup> /1922 <sup>2</sup> × 0651	71	23	0,12	69	25	0,36	53	0,03	18	0,10	16	0,43	7	0,48	94	
Total		3723	1275	0,80	3711	1287	1,20	2752	1,70	971	1,23	959	0,80	316	0,22	4998	

A few words should be said as to the denomination of the flower colour factors. In a previous paper one of us (TEDIN 1920) has shown the existence of three factors,  $A$ , a ground factor, and  $B$  and  $C$ , intensifiers. In his review of the genetics in *Pisum* WELLENSIECK (1925) points out the necessity of uniformity in denomination of factors, and as our  $ABc$ -lines have the same colour (»rose» or »red») as the  $Ab$ -lines of WHITE (1917) and other authors he suggests the symbols  $A_1$

<sup>1</sup>  $F_2$  in 1923, all other  $F_2$  in 1924.

<sup>2</sup> White-flowering lines, only coloured  $F_2$ -plants tabulated here.

and  $A_2$  instead of our  $A$  and  $B$ . Apart from the inconvenience to use numerical indices in other cases than in multiple factors, we cannot agree with the suggestion of WELLENSIECK. It is true that the »rose»-coloured lines, previously symbolized as  $Ab$ , after our scheme should be symbolized  $ABc$ . But in all crosses between coloured lines and white-flowering lines it is the factor  $A$  only that determines the segregation in coloured and white, and this factor  $A$  is the same, whether the rose-flowered are symbolized as  $Ab$  or as  $ABc$ . Thus we mean that our

TABLE 2. Segregation in grey spotting on the leaves ( $F_1$ ) and in double ring ( $D^w$ ) and no ring ( $d$ ) in leaf axil.  $F_2$ .

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Cross no.	Parents	Monohybrid segregation						Dihybrid segregation								Total
		$F_l$			$D$			$F_l D^w$		$F_l d$		$f_l D^w$		$f_l d$		
		found		$d/m_k$	found		$d/m_k$	found	$d/m_k$	found	$d/m_k$	found	$d/m_k$	found	$d/m_k$	
		$F_l$	$f_l$	$d/m_k$	$D^w$	$d$	$d/m_k$	found	$d/m_k$	found	$d/m_k$	found	$d/m_k$	found	$d/m_k$	
		$F_l$	$f_l$	$d/m_k$	$D^w$	$d$	$d/m_k$	found	$d/m_k$	found	$d/m_k$	found	$d/m_k$	found	$d/m_k$	
14 <sup>1</sup>	$7^R/1922^2 \times 0651$	360	116	0,32	355	121	0,22	268	0,02	92	0,33	87	0,27	29	0,14	476
15 <sup>1</sup>	$10^R/1922^2 \times 0632 a$	709	206	1,74	668	247	1,40	522	0,49	187	1,31	146	2,17	60	0,38	915
16	Svalöf Solo- pea $\times$ 0632 a	104	44	1,33	112	36	0,19	79	0,70	25	0,38	33	1,11	11	0,59	148
17	Svalöf Solo- pea $\times$ 0651	152	53	0,28	149	56	0,77	113	0,33	39	0,10	36	0,44	17	1,21	205
Total		1325	419	0,95	1284	460	1,34	982	0,05	343	0,98	302	1,53	117	0,79	1744

$A$  is identical with the  $A$  of WHITE. Our  $C$ , however, is identical with the  $B$  of WHITE, while our  $B$  is a new factor, not known until  $bb$  occurred in the light purple line 01001 (TEDIN 1920). Thus we suggest the following scheme of flower colour factors in peas:  $A$ , ground factor, identical with the  $A$  of WHITE and of TEDIN (1920);  $A_r$ , »rose-factor», identical with the  $B$  of TEDIN (1920);  $B$ , »purpling-factor», identical with the  $B$  of WHITE and with the  $C$  of TEDIN (1920).

As to the genetics of the leaf axil ring already KAPPERT (l. c.) has suggested the possibility of a series of unilocal factors or multiple allelomorphs. In fact, double ring, single ring and ringlessness segregate as three allelomorphs of the same factor,  $D$ . When 0651 was crossed

<sup>1</sup>  $F_2$  in 1924. Cross 16—17  $F_2$  in 1925.

<sup>2</sup> White-flowering lines, only coloured  $F_2$ -plants tabulated here.

with different *AADD*- or *aaDD*-lines the segregation among the coloured offspring always was 3 double : 1 single ring. (See table 1, col. 6—8). Only the segregation found and the  $d/m_k$  are tabulated, the segregation in 4,  $m_k$  and  $d$  are not tabulated, as they may be determined from the numbers given. When *0651* or *0632 a* was crossed with *AAdd*- or *aadd*-lines the segregation in the coloured offspring was 3 double : 1 ringless. (See table 2, col. 6—8).

This might be explained by the existence of a special factor for double ring, present in all three *dd*-lines, but absent in all the *DD*-lines. The *AAdd*-lines used, however, was *Svalöf Solo*-pea, and the *aadd*-lines were derived from crosses between *Solo* and *aaDD*-lines. In no crosses between *Solo* (the line used by TSCHERMAK in his experiments, which also have been repeated by us) and *aaDD*-lines the double ring has occurred; thus *Solo* can not have a factor for double ring.

Consequently, the only possible explanation of the results obtained is to assume the existence of 3 allelomorphs of the factor *D*, viz. : *d*, no coloured ring in the leaf axil; *D*, single coloured ring; *D*<sup>w</sup> double ring. *D*<sup>w</sup> dominates the two other, *D* is dominant to *d*.

### GREY SPOTTING ON THE LEAVES.

The normal grey spotting on the leaves (fig. 1), caused by a thin air-layer between epidermis and the palisade layer, is absent in *0651* (fig. 2) and *0632 a*. When these lines are crossed with normal ones *F*<sub>1</sub> is normal, and *F*<sub>2</sub> segregates in 3 normal : 1 without spotting. (See tabl. 1 and 2, col. 3—5). We thus add a new factor to the factorial scheme of *Pisum*, viz. *F*<sub>1</sub> . *F*<sub>1</sub> grey spotting on the leaves, *f*<sub>1</sub> no grey spotting.

The factor *F*<sub>1</sub> is strongly linked with the factor for black hilum, *P*<sub>1</sub>. In six crosses between *0651*, that is *f<sub>1</sub>p<sub>1</sub>*, and normal *F*<sub>1</sub>-lines the latter were also *P*<sub>1</sub>. The segregation in *F*<sub>2</sub> of these crosses is tabulated in table 3. The linkage is rather strong, the gametic representation is ca. 19 : 1, which corresponds to a crossing over of 5 %. This gives a segregation in 11,61 : 0,39 : 0,39 : 3,61. In table 3 the numbers found are tabulated, as well as these numbers reduced to  $n = 16$ , the expected ratio, and  $d/m_k$ . This latter is determined by the methods of JOHANNSEN

(1913); thus  $m_k$  of 11,61 is  $m_k = \sqrt{\frac{11,61(16,00 - 11,61)}{n}}$ , where  $n$  is the total

number of individuals in each cross. The different crosses agree rather well with the expected values, and though some differences between

the crosses are found there is no reason for believing that the degree of linkage is not the same in all crosses.

$F_1$  and  $D$  segregate independently, which can be seen in col. 9—16 in tables 1 and 2. In some cases the results badly correspond with the expected ratio. The classification in double and single ring, however, is difficult (Cp. KAPPERT l. c.), and the diverging results are certainly due only to errors in classification.

TABLE 3. Segregation in black ( $P_1$ ) vs. brown hilum ( $p_1$ ) and in grey spotting on foliage ( $F_2$ ).  $F_2$ .

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
Cross no.	D i h y b r i d   s e g r e g a t i o n																Total
	$F_1 P_1$				$F_1 p_1$				$f_1 P_1$				$f_1 p_1$				
	found	in 16	exp.	d/m <sub>k</sub>	found	in 16	exp.	d/m <sub>k</sub>	found	in 16	exp.	d/m <sub>k</sub>	found	in 16	exp.	d/m <sub>k</sub>	
	found	exp.	d/m <sub>k</sub>	found	exp.	d/m <sub>k</sub>	found	exp.	d/m <sub>k</sub>	found	exp.	d/m <sub>k</sub>	found	exp.	d/m <sub>k</sub>		
	found	exp.	d/m <sub>k</sub>	found	exp.	d/m <sub>k</sub>	found	exp.	d/m <sub>k</sub>	found	exp.	d/m <sub>k</sub>	found	exp.	d/m <sub>k</sub>		
6	87	11,90	11,61	0,44	2	0,27	0,39	0,53	4	0,55	0,39	0,70	24	3,28	3,61	0,53	117
8	38	9,97	»	1,79	1	0,26	»	0,41	2	0,52	»	0,41	20	5,25	»	1,92	61
9	595	11,55	»	0,24	21	0,41	»	0,02	26	0,51	»	1,40	182	3,53	»	0,34	824
10	245	11,50	»	0,28	5	0,23	»	1,19	9	0,42	»	0,22	82	3,85	»	0,72	341
12	177	11,37	»	0,53	8	0,51	»	0,77	6	0,39	»	0,00	58	3,73	»	0,28	249
13	75	11,22	»	0,57	—	0,00	»	1,63	—	0,00	»	1,63	32	4,78	»	1,81	107
Total	1217	11,46	11,61	0,87	37	0,35	0,39	0,67	47	0,44	0,39	0,83	398	3,75	3,61	0,86	1699

The number of individuals in this table is less than in corresponding crosses in tabl. 1—2 (except crosses 12—13, in which here even white-flowering segregates are tabulated), which is due to the lack of well-developed seeds in some plants.

$F_1$  and  $A$  segregate independently. In the crosses 11—15 the  $F_1$ -parent was white-flowering. In tables 1 and 2 the segregation in  $F_1$  has been tabulated only as to coloured plants, where the segregation in  $D$  also can be determined. Even in those cases, however, the segregation in  $F_1$  well satisfies the 3:1-scheme. Among the white-flowering segregates of the same crosses there were 466 normal and 158 without spotting,  $d/m_k = 0,19$ .

No linkage was observed between  $D$  and  $P_1$ , but as  $D^w$  does not represent a new locus in the *Pisum* chromosomes the numbers are not tabulated here but are reserved for a forthcoming paper upon linkage and free combination in *Pisum*.



### SUMMARY.

1) In the factor  $D$  a new allelomorph is found, viz.  $D^w$ , which together with the flower colour factor  $A$  gives a double ring in the leaf axils.  $DA = \text{single ring}$ ,  $dA = \text{ringlessness}$ .  $D^w > D > d$ .

2) The symbols of the three flower colour factors (TEDIN 1920) are changed to  $A$ ,  $A_r$  and  $B$  (from  $A$ ,  $B$ , and  $C$  resp.).

3) A new factor,  $F_l$ , is found, whose 'absence',  $f_l$ , causes absence of the grey spots on the leaves.

4)  $F_l$  is linked with the factor for black hilum,  $P$ , crossing over about 5 %.

Svalöf and Åkarp, June 1925.

### LITERATURE CITED.

1. JOHANNSEN, W. 1913. Elemente der exakten Erblchkeitslehre. Jena.
2. KAPPERT, H. 1923. Über ein neues einfach mendelndes Merkmal bei der Erbse. Ber. d. deutschen Botan. Gesellschaft. Bd. XLI.
3. TEDIN, H. 1920. Inheritance of the flower colour in *Pisum*. Hereditas I.
4. TSCHERMAK, E. VON. 1912. Bastardierungsversuche an Levkojen, Erbsen und Bohnen. Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererbungslehre. Bd. VII.
5. WELLENSECK, S. J. 1925. Genetic monograph on *Pisum*. Bibliographia Genetica II. The Hague.
6. WHITE, O. E. 1917. Studies of inheritance in *Pisum*. II. The present state of knowledge of heredity and variation in peas. Proc. American philosophical society. Vol. LVI.

# ZUR ERBANALYSE DER MUSIKALISCHEN BEGABUNG

VON JON ALFRED MJÖEN

WINDEREN LABORATORIUM, OSLO, NORWEGEN

---

## I. METHODEN.

**D**IE im Winderen Laboratorium angewandten Methoden zur Erforschung des Erbganges der musikalischen Begabung können eingeteilt werden in: 1. eine *indirekte (anamnestische) Methode* und 2. eine *direkte (symptomatische) Methode*.

Das nach diesen Methoden aufgenommene Material wird verwertet: A. *massenstatistisch*, B. *genealogisch* und C. *geneostatistisch*.

### 1. DIE INDIKTE METHODE.

Die indirekte oder ~~anamnestische~~ Methode besteht darin, dass man von ~~einer~~ oder von mehreren Personen einer Familie ein System von Fragen (Fragebogen) beantworten lässt, die über Art und Grad der musikalischen Eigenschaften sämtlicher Familienmitglieder Aufschluss geben sollen. Hierbei werden auch nichtmusikalische Eigenschaften berücksichtigt, die auf die musikalischen Leistungen einen Einfluss haben können. Diese Methode wird für Materialsammeln im allgemeinen viel angewandt. Sie ist bequem und führt verhältnismässig leicht zu einem umfangreichen Ausgangsmaterial. Die Methode hat jedoch den Nachteil, dass die Angaben von dem subjektiven Urteil der ausfüllenden Personen abhängig sind und dass sie für die quantitative Bestimmung der musikalischen Fähigkeiten wenig geeignet ist.

Wir haben Fragebogen versandt, auf denen die Empfänger bestimmte Fragen bezüglich ihrer eigenen Person und ihrer Familie beantworten sollen. Diese Fragebogen sind in 24 Längsspalten eingeteilt. Jede dieser Spalten enthält eine Frage. Die Personen sind in der ersten Spalte von oben nach unten in vier Gruppen geteilt. In der ersten Gruppe stehen nur die Kinder, d. h. die letzte Generation der Familie. In der zweiten Gruppe steht der Vater und dessen Familie (Geschwister und Eltern des Vaters), in der dritten

Gruppe steht die Mutter mit Familie. Eine vierte Gruppe ist für sonstige direkte Verwandte, wie z. B. Urgrosseltern u. s. w. und deren Geschwister vorgesehen.

Folgende Rubriken sind für jedes Familienmitglied auszufüllen:

1. Familienmitglied (Kind Nr. 1, Nr. 2 — Vater — Mutter etc.).
2. Vor- und Zunahme? 3. (Nicht auszufüllen). 4. Geburtsjahr oder Alter? 5. Rasse? 6. Beruf? 7. Ob: Sehr musikalisch?, musikalisch?, etwas musikalisch?, nicht musikalisch? 8. Musikausübend? Welches Instrument? Singt? 9. Wie lange Unterricht? 10. In welchem Alter wurde musikalische Begabung bemerkt? 11. Viel Gelegenheit gehabt Musik zu hören? 12. Erkennt Musikstücke leicht wieder? 13. Sinn für Rhythmus? 14. Hört leicht ob falsch gesungen oder gespielt wird? 15. Singt ein gehörtes Lied leicht nach? 16. Kann eine zweite Stimme halten? 17. Kann eine zweite Stimme improvisieren? 18. Spielt »nach Gehör«? 19. Komponiert? 20. Absolutes Tongedächtnis? 21. Stimme: Gross? mittel? klein? Sopran? Alt? Tenor? Baryton? Bass? 22. Sonstige künstlerische Begabung. 23. Ausgeprägte geistige Eigenschaften wie z. B. Phantasie, Temperament, aesthet. Sinn, Intelligenz, Energie, Gedächtnis, ob psychopathisch, nervös, abnorm. 24. Sonstige Bemerkungen.

Auf der Hinterseite des Bogens befindet sich folgender Text:

»Diese Fragebogen über musikalische Eigenschaften, in Verbindung mit persönlichen exakten Messungen, dienen dazu, Gesetzmässigkeit der Vererbung geistiger Eigenschaften klarzulegen. Sie werden nur zu wissenschaftlichen Zwecken benutzt, und eine Veröffentlichung von Namen findet nicht statt.

Wir bitten Sie höflichst, umstehenden Fragebogen für ihre eigene Familie auszufüllen, und zwar mit so genauen Angaben wie möglich, gleichgültig, ob musikalische Begabung vorliegt oder nicht.

Von besonderer Wichtigkeit sind Angaben über vollkommen unmusikalische Mitglieder, ferner über solche, die zwei oder mehrere Male geheiratet haben.

### *Erläuterung.*

Sind Sie Familien-Vater, resp. -Mutter, so sind die Angaben über Sie selbst in der Rubrik »Vater (Gatte)«, resp. »Mutter (Gattin)« einzutragen. (Infolgedessen sind »Vaters Geschwister«, resp. »Mutters Geschwister« Ihre eigenen Geschwister, Kind Nr. 1, Kind Nr. 2, Kind Nr. 3 u. s. w. Ihre eigenen Kinder).

Sind Sie unverheiratet, sind die Angaben über Sie selbst in eine der Rubriken »Kind« einzutragen.

In der Rubrik »Sonstige Mitglieder« werden Angaben über die von Ihnen direkten Verwandten eingetragen, die in den andern Rubriken nicht Platz finden (z. B. Vaters Geschwister Nr. 8, Vaters Vaters Vater, Mutters Vaters Mutter usw.).

Fragen, die nicht beantwortet werden können, werden mit einem Strich versehen.

Fragen, die verneint werden, werden mit einem »Nein« versehen.»

Spalte 7—21 enthalten Fragen, deren Beantwortung Schlüsse auf die musikalischen Eigenschaften einer Person zulassen sollen. Spalte 7 soll ein Bild von den allgemeinen musikalischen Fähigkeiten eines Menschen im Vergleich zu anderen geben, und zwar nach dem eigenen Urteil dieses Menschen, beziehungsweise nach dem Urteil desjenigen Familienmitgliedes, das den Bogen ausfüllt.

Die Spalten 8—10 sollen einen Einblick in die Art und die Dauer der Erziehung und der Entwicklung der musikalischen Fähigkeiten gewähren. Spalte 11 soll ein Bild von einem der Umweltfaktoren geben, der als Stütze für eine richtige Bewertung der ursprünglichen Anlage dienen kann.

Die übrigen Rubriken berücksichtigen sowohl aktive wie passive musikalische Fähigkeiten. Die Reihenfolge ist hier im allgemeinen so gewählt, dass die Fragen von den einfachen zu den komplizierteren musikalischen Fähigkeiten aufsteigen. Damit soll jedoch nicht behauptet werden, dass eine der gefragten Fähigkeiten das Vorhandensein der Fähigkeiten der vorhergehenden Spalten zur Voraussetzung hat. Eine Sonderstellung nimmt das absolute Tongedächtnis ein.

In Spalte 21 ist die physiologische Beschaffenheit der Stimme, d. h. ihre Stärke und Lage, anzugeben. Spalte 22 und 23 dienen zur gleichzeitigen Feststellung von nicht musikalischen Eigenschaften, die aber auf die Leistungen einen starken Einfluss ausüben können.

Es fragt sich, inwiefern ein durch die oben beschriebene Methode gewonnenes Material Anspruch auf Zuverlässigkeit hat. Je mehr das Material anwuchs, desto mehr wurden wir uns darüber klar, dass diese Fragebogen in vielen Beziehungen ein höchst uneinheitliches Material bilden. Die Angaben, die eine Person macht, werden von Momenten wie Zeit, Interesse, Verständnis, Eitelkeit und Bescheidenheit beeinflusst, und sind davon abhängig wie musikalisch sie selbst ist, und wie weit sie über die Musikalität der Familienmitglieder überhaupt unterrichtet ist. Jeder Ausfüllende

kann über Art und Grad der musikalischen Eigenschaften ein und desselben Familienmitgliedes anderer Meinung sein. Eine Reihe von vergleichenden Nachforschungen hat ergeben, dass verschiedene Familienmitglieder über dieselbe Person sehr divergierende Urteile abgaben, und dass Personen deren musikalische Eigenschaften wenig bekannt sind, fast regelmässig zu niedrig eingeschätzt werden.

Wir kamen daher zu der Überzeugung, dass die anamnestische Methode allein nicht ausreichend ist, um ein zuverlässiges Ausgangsmaterial für die Erbanalyse der musikalischen Begabung abzugeben.

## 2. DIE DIREKTE METHODE.

Diese Methode gründet sich darauf, dass die musikalischen Eigenschaften durch persönliche Messungen bestimmt werden und zwar hauptsächlich nach dem psycho-technischen Prinzip: Bestimmung der individuellen Reaktion durch Anwendung gleicher Reize, und Vergleichen der dadurch gewonnenen qualitativen und quantitativen Werte.

Die Messungen werden teils an jeder Person einzeln, teils an mehreren Personen gleichzeitig vorgenommen.

Die musikalischen Eigenschaften manifestieren sich durch passive und aktive Fähigkeiten. Die Messung der passiven Fähigkeiten hat im allgemeinen der der aktiven gegenüber den Vorteil, dass sie keine technischen Kenntnisse oder Fähigkeiten im Ausüben voraussetzt. Ferner erlaubt uns die Prüfung der passiven Fähigkeiten mehrere Versuchspersonen gleichzeitig zu messen, während eine Prüfung der aktiven Fähigkeiten die Untersuchung jeder einzelner Person für sich bedingt. Da ausserdem das Vorhandensein von aktiven Fähigkeiten das Vorhandensein entsprechender passiver Eigenschaften voraussetzt, genügt es nicht immer, die aktiven Fähigkeiten allein zu messen, da man oft nicht im Stande sein wird, zu entscheiden, ob das Fehlen oder mangelhafte Vorhandensein einer aktiven Fähigkeit auf einer mangelhaften Erbanlage für die Fähigkeit oder auf einem mangelhaften Vorhandensein der dieser aktiven Fähigkeit zugrundeliegenden — passiven — Fähigkeiten, bzw. Anlagen beruht.

Nach der direkten Methode wurden bisher Messungen folgender akustisch-musikalischer und musikalischer Fähigkeiten vorgenommen: 1. Unterscheidungsfähigkeit f. Tonhöhen. 2. U.-F. f. Tonstärken. 3. U.-F. für Zeitintervalle. 4. Tonhöhenerkennung. 5. Unter-

scheidungsfähigkeit f. Tondistanzen. 6. Gedächtnis f. Tonfolgen. 7. Intervallempfindlichkeit. 8. Melodiereinheitsempfindlichkeit. 9. Melodiegedächtnis. 10. Unterscheidungsfähigkeit f. Moll und Dur. 11. U.-F. f. Konsonanz u. Dissonanz. 12. Analyse von Mehrklängen. 13. Sinn f. Harmonisierung. 14. Musikalische Imagination. 15. Rhythmisches Gedächtnis. 16. Unterscheidung v. Taktarten. 17. Wiedergabe v. Melodien. 18. Singen einer Unterstimme. 19. Absolutes Gehör. 20. Musikalische Gefühlsbetonung.

Der Zweck der Messungen ist der, für jede der oben genannten Fähigkeiten die individuellen Variationen festzustellen, um danach die Versuchspersonen durch die erhaltene Variationsreihe, in eine Rangordnung zu bringen, sodass man imstande ist, den Grad der Leistung jeder Person im Verhältnis zu den übrigen zahlenmässig auszudrücken. Für jede der genannten Fähigkeiten ist eine Versuchsmethode ausgearbeitet worden, bestehend aus einer Test-Reihe die eine Schwierigkeitsanordnung bildet, die nach Möglichkeit für, praktisch gesprochen, alle vorkommenden Variationen berechnet ist und so eine individuelle Differenzierung ermöglicht.

1. *Unterscheidungsfähigkeit (Unterschiedsempfindlichkeit) für Tonhöhen (U.-E.)*<sup>1</sup>. 2 Töne von verschiedener Schwingungszahl werden nacheinander angegeben. Die Versuchsperson (V. P.) hat zu beurteilen, ob der zweite Ton höher (H) oder tiefer (T) ist als der erste.

2. *Unterscheidungsfähigkeit für Tonstärken*. 2 Töne von verschiedener Stärke werden nacheinander angegeben. Die V. P. hat zu beurteilen, ob der zweite Ton stärker (F) oder schwächer (P) ist als der erste.

3. *Unterscheidungsfähigkeit für Zeitintervalle*. Es werden 3 Schläge nacheinander angegeben. Die V. P. hat zu beurteilen, ob das Zeitintervall zwischen den beiden letzten Schlägen länger (L) oder kürzer (K) ist als das zwischen den beiden ersten.

4. *Die Tonhöhenerkennung*. Es wird ein Ton angegeben. Die V. P. soll versuchen die entsprechende Taste auf dem Klavier zu finden. Die Abweichung in Anzahl halber Töne wird nach jedem Test eingetragen.

5. *Unterscheidungsfähigkeit für Tondistanzen*. Es werden succes-

---

<sup>1</sup> In einer Abhandlung von FRIDTJOF MJØEN wird die Bedeutung der Tonhöhenunterschiedsempfindlichkeit für die Musikalität und ihr Verhalten bei der Vererbung, auf Grund von 1300 Messungen speziell behandelt.

sive 2 Tonpaare von verschiedenem Intervall nacheinander angegeben. Die V. P. hat zu beurteilen, ob das zweite Intervall grösser (G) oder kleiner (K) ist als das erste.

6. *Das Gedächtnis für Tonfolgen.* Es wird eine Tonfolge vorgespielt und darauf mit Veränderung eines Tones wiederholt. Die V. P. soll die Nummer des veränderten Tones angeben.

7. *Die Intervallempfindlichkeit (Intervallreinheitsgefühl).* Es wird eine Tonfolge gespielt, in der ein Ton oder mehrere Töne falsch, bezw. unrein sind. Die V. P. soll die Nummer der veränderten Töne angeben.

8. *Melodiereinheitsempfindung.* Es werden bekannte Melodien vorgespielt, in denen mehrere Töne falsch oder unrein sind. Die V. P. soll die Anzahl der unreinen Töne angeben.

9. *Melodiegedächtnis.* Es werden Bruchstücke aus 10 bekannten Liedern vorgespielt. Die V. P. soll aus dem Bruchstück das entsprechende Lied erkennen.

10. *Unterscheidungsfähigkeit für Moll und Dur.* Diesem Versuch geht eine Erläuterung der Begriffe Dur und Moll (»hart und weich«, »hell und dunkel«) an Hand von Beispielen voraus. Es werden a) Tonfolgen, b) Akkorde teils in Moll, teils in Dur vorgespielt. Die V. P. soll angeben, ob Dur (D) oder Moll (M) vorliegt.

11. *Unterscheidungsfähigkeit für Konsonanz und Dissonanz.* Es werden Paare von Zwei- oder Mehrklängen nacheinander angegeben. Die V. P. soll angeben, ob der zweite Klang konsonanter (B) oder dissonanter (S) klingt als der erste.

12. *Analyse von Mehrklängen.* Es werden Akkorde von verschiedener Tonzahl gespielt. Die V. P. soll angeben aus wieviel Tönen jeder Akkord zusammengesetzt ist.

13. *Sinn für Harmonisierung.* Es werden richtig und falsch harmonisierte Tonfolgen vorgespielt. Die V. P. soll »Richtig« (R) oder »Falsch« (F) angeben.

14. *Musikalische Imagination.* Es wird der Takt für ein bekanntes Lied geschlagen und plötzlich unterbrochen. Die V. P. hat das dem letzten Taktschlag entsprechende Textwort anzugeben.

15. *Rhythmisches Gedächtnis.* Es wird der Rhythmus eines von 10 bekannten Liedern durch Klopfen angegeben. Die V. P. soll aus dem Rhythmus das Lied erkennen.

16. *Unterscheidung von Taktarten.* Es werden durch akzentuiertes Klopfen verschiedene Taktarten angegeben ( $\frac{3}{4}$ ,  $\frac{4}{4}$  etc.). Die V. P. soll die Taktart erkennen, bezw. nachschlagen.

17. *Wiedergabe von Melodien.* Es wird eine unbekannte Melodie vorgespielt. Die V. P. soll die Melodie 1. nachsingen, 2. auf einem ihr unbekannten Instrument (Stimmgabelserie) nachspielen.

18. *Singen einer Unterstimme*<sup>1</sup>. Es wird eine einfache Melodie vorgespielt. Die V. P. soll a) eine ihr vorgespielte Unterstimme lernen und halten oder b) eine Unterstimme finden (improvisieren).

19. *Absolutes Gehör.* Die V. P. soll a) einen ihr vorgespielten Ton bzw. Akkord unmittelbar erkennen und bezeichnen, b) einen bezeichneten Ton unmittelbar singen.

20. *Musikalische Gefühlsbetonung.* Es werden die Bezeichnungen für charakteristisch gefühlsbetonte Vorgänge z. B. »tanzende Zigeuner«, »wandernde Studenten«, »trauernde Gemeinde« etc. angegeben. Darauf werden diesen Vorgängen entsprechende unbekannte Melodien vorgespielt. Die V. P. soll für jede Melodie angeben, welchem Vorgang sie nach ihrer Gefühlsbetonung entspricht.

Die Ergebnisse der indirekten und der direkten Untersuchungen werden nach folgenden Methoden verwertet:

#### A. Massenstatistisch.

Feststellung der Variationsverhältnisse	} Für jede einzelne Eigenschaft.
Aufstellung einer Rangordnung	
Bestimmung der Korrelationen zwischen den einzelnen gemessenen Eigenschaften.	
Bestimmung der Korrelationen zwischen gemessenen Eigenschaften und den Ergebnissen der anamnестischen Methode.	
Untersuchung auf Geschlechtsbedingtheit der einzelnen musikalischen Eigenschaften.	
Bestimmung eines symptomatischen Wertes der einzelnen Eigenschaften für die Gesamtmusikalität.	

#### B. Genealogisch.

Verfolgung des Erbganges einzelner musikalischer Eigenschaften innerhalb einzelner ganzer Verwandtschaftskreise.  
Verfolgung des Erbganges der Gesamtmusikalität auf Grund der Eigenschaften mit hohem symptomatischen Wert.

<sup>1</sup> Die Fähigkeit eine Unterstimme zu reproduzieren und improvisieren betrachten wir als ein musikalisches Merkmal von besonders hohem symptomatischen Wert. Wir haben diese Fähigkeit einem speziellen musikalischen Bewertungssystem zugrunde gelegt, auf das im nächsten Abschnitt näher eingegangen wird.



### C. *Geneostatistisch.*

Statistische Verfolgung der erblichen Bedingtheit einzelner Eigenschaften innerhalb der einzelnen Ehekategorien.

Bestimmung des väterlichen und mütterlichen Einflusses.

Bestimmung des Einflusses der Seitenlinien.

Das nach den oben beschriebenen Methoden gewonnene Material ist durch eine Reihe von Jahren und vielerorten eingesammelt worden. Wir haben Messungen vorgenommen an Familien, Schulen, Gesangsvereinen, Chors etc. in: Kristiania, Gjøvik, New-York (Jenny Lind Chorus und United Scandinavian Singers), Leipzig (Thomanerchor), Freiburg, Neviges, Weingarten, Berlin und Magdeburg. Gleichzeitig mit den Messungen wurden je nach den Umständen genealogische Daten eingeholt und Fragebogen verteilt.

Das Material, das ca. 6000 Messungen, 350 ausgefüllte Fragebogen und 200 ausgearbeitete Stammtafeln umfasst, wird jetzt bearbeitet. Diese Bearbeitung wird nach und nach in Form von kurzen Abhandlungen erscheinen. Als erste folgt eine geneostatistische Bearbeitung eines von mir in New-York untersuchten Familienmaterials.

## II. ZUR BESTIMMUNG DES ELTERLICHEN EINFLUSSES SOWIE DES EINFLUSSES DER SEITENLINIEN AUF DIE MUSIKALISCHE BEGABUNG DER KINDER.

Im Bestreben einen Überblick über die Vererbung der musikalischen Begabung feststellen zu können, wird hier ein vor mehreren Jahren in New-York untersuchtes Familienmaterial — im ganzen 114 Familien — nach einigen neuen Gesichtspunkten behandelt. Wir verzichten hierbei auf eine detaillierte biometrisch-statistische Behandlung, auf die getrennte Behandlung nach Geschlechtern, sowie auf die Ermittlung eines bestimmten Erbtypus für die Musikalität, indem wir der Ansicht sind, dass solche Spezialuntersuchungen die Berücksichtigung der einzelnen Komponente der Musikalität zur Voraussetzung haben muss. Um vergleichende Untersuchungen an den verschiedenen Kategorien der Ascendenz und Descendenz nach statistisch-methodischen Prinzipien anstellen zu können, ist es erforderlich, den Grad der musikalischen Begabung der einzelnen Familienmitglieder nach einem einheitlichen Bewertungssystem zu bestimmen. Ich

habe die verschiedenen Methoden zur Bestimmung der musikalischen Begabung beschrieben, und habe die Vorzüge und Nachteile der anamnestischen Methode (Fragebogen) sowie der symptomatischen Methode (Messungen) kritisch besprochen. Es wurde darauf hingewiesen, wie schwierig es ist, eine gleichmässige Beurteilung der Musikalität bei Erwachsenen und Kindern, bei »Ausübenden» und

TABELLE 1. *Verteilung der Bewertungszahlen.*

	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Durchschnitt	Anzahl
Vater .....	1 %	15 %	10 %	6 %	1 %	23 %	10 %	15 %	17 %	1 %	1 %	4,92 ± 0,25	114
Mutter .....	1 %	11 %	3 %	7 %	9 %	28 %	15 %	6 %	12 %	5 %	2 %	5,17 ± 0,23	114
Eltern.....	1 %	14 %	6 %	6 %	5 %	26 %	12 %	10 %	15 %	3 %	2 %	5,03 ± 0,17	228
Vaters Seite	5 %	8 %	8 %	10 %	13 %	23 %	11 %	13 %	%	1 %	1 %	4,53 ± 0,11	437
Mutters Seite	2 %	10 %	8 %	8 %	14 %	23 %	15 %	12 %	6 %	1 %	1 %	4,62 ± 0,11	398
Beide Seiten- linien .....	4 %	9 %	8 %	9 %	13 %	23 %	13 %	13 %	6 %	1 %	1 %	4,57 ± 0,08	835
Eltern und Seitenlinien	3 %	10 %	8 %	8 %	11 %	24 %	13 %	12 %	9 %	1 %	1 %	4,67 ± 0,07	1063
Kinder .....	3 %	12 %	7 %	8 %	5 %	13 %	12 %	17 %	21 %	1 %	1 %	5,13 ± 0,12	483
Eltern, Sei- tenlinien u. Kinder.....	3 %	11 %	8 %	8 %	9 %	20 %	13 %	14 %	12 %	1 %	1 %	4,78 ± 0,06	1546

»Nichtausübenden«, zu erzielen, und wir kamen zu der Überzeugung, dass die Fragebogen für die quantitative Bestimmung der Musikalität wenig geeignet sind.

In dem vorliegenden Material erfolgt die Bewertung der Musikalität nach einem bestimmten Bewertungssystem in Verbindung mit persönlichen genealogischen Aufzeichnungen. Den Schwerpunkt der Bewertung legten wir auf einige musikalische Fähigkeiten, die früh manifest werden und die von den Faktoren Umgebung und Er-

ziehung relativ unbeeinflussbar sind, nämlich die Fähigkeiten eine Melodie, sowie auch eine Unterstimme richtig zu erfassen und wiederzugeben, und auf die Fähigkeit eine Unterstimme zu improvisieren. Auf Grund der Leistungen in diesen Fähigkeiten erhielt jedes Familienmitglied eine Zensur zwischen 0 und 10.

Diese Methode ermöglicht eine statistische Behandlung des untersuchten Familienmaterials. Im folgenden geben wir einen Überblick über die Verteilungsverhältnisse der Musikalität bei Kindern,

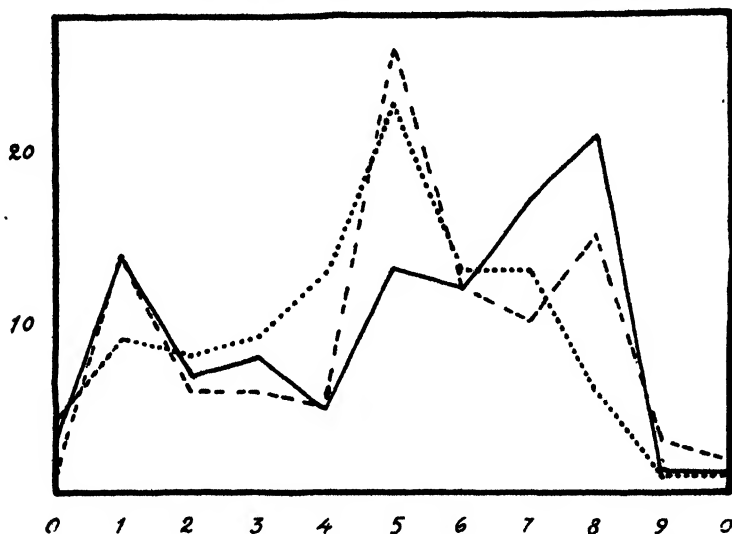


Fig. 1. Verteilung der Kinder, Eltern und Seitenlinien auf die Bewertungszahlen. — Kinder, ..... Eltern, - - - Seitenlinien.

Eltern und »Seitenlinien«. Mit »Seitenlinien« bezeichnen wir hier die Geschwister der Eltern.

Aus der Tabelle 1, sowie aus den oben gegebenen Verteilungskurven ersehen wir, dass die Bewertungszahlen 1, 2, 7 und 8 relativ etwas zu häufig auf Kosten der anderen Zensuren gegeben wurden. Ferner beobachten wir einen typischen Unterschied in dem Verlauf der Kurven, indem die Eltern- und auch die Seitenlinien-Kurve ihr Maximum bei der Zensur 5 aufweisen, und auch sonst mit Ausnahme der oben erwähnten Abweichungen, den Typus der zu erwartenden Binominalkurvenform zu erkennen gibt. Dagegen zeigt die Verteilungskurve der Kinder ein Maximum bei 7 und 8, nach den höheren Zensuren hin steil, nach den niederen allmählich abfallend.

Die Ursache hierzu liegt vielleicht zum Teil in einer jeweiligen

Tendenz die jüngere Generation überschätzen zu wollen. Doch ist die eigentliche Ursache zu dem eigentümlichen Verlauf der Kinder-Verteilungskurve wohl mehr in dem Umstand zu suchen, dass das Material zu einem grossen Teil aus Familien von Mitgliedern eines Chores besteht. Da die Mitglieder eines Chores ja von vornherein ausgeprägt musikalisch sein dürften, muss man also die grosse Häufung der Kinder um die Begabungsgrade 7 und 8 als ein Probandenphänomen betrachten. Den Einfluss, den die oben genannten Fehlerquellen auf die Ergebnisse unserer Untersuchungen ausüben, werden wir später in Betracht ziehen.

Es fragt sich nun: Wie verhalten sich die Begabungsgrade der Kinder bei den verschiedenen Kombinationen der Begabungsgrade der Eltern? Und wie verhält sich die durchschnittliche Begabung der Kinder bei verschieden hohem Durchschnitt der Eltern?

Um auf diese Fragen möglichst übersichtliche Antworten zu bekommen, ist es zweckmässig, eine Klasseneinteilung vorzunehmen, um nicht die Anzahl der Ehen innerhalb der einzelnen Ehekategorien zu klein zu gestalten. Die Einteilung geschieht in folgender Weise:

Es sollen

zur Klasse U (unmusikalisch)	die Individuen mit Bewertungsz.	0—2,
» » M (musikalisch)	» » » »	3—6,
» » S (sehr musikalisch)	» » » »	7—10

gehören.

Statt der 11 Bewertungszahlen von 0—10 haben wir also jetzt nur noch die 3 Klassen U, M und S. Nun werden die Ehen je nach den Elternkombinationen zusammengefasst, und zwar in folgender Weise:

Gruppe	Eltern
1	S × S
2	S × M, bzw. M × S
3	S × U, bzw. U × S
4	M × M
5	M × U, bzw. U × M
6	U × U

Gefragt wird nach der Verteilung der Begabungsgrade und nach der durchschnittlichen Begabung der Descendenz jeder der genannten Ehegruppen. Hierüber gibt uns Tabelle 2 Aufschluss.

Die Tabelle 2 zeigt uns die prozentuale Verteilung der Kinder

auf die 3 Klassen S, M und U, für jede der 6 Ehekatgorien. Ferner zeigt sie, wie sich die durchschnittliche Begabung der Kinder zu der durchschnittlichen Begabung der Eltern verhält.

Aus der Tabelle 2 ersehen wir folgendes:

1. *In dem vorliegenden Material haben unbegabte Eltern nie hochbegabte Kinder und hochbegabte Eltern nie unbegabte Kinder.*

2. *Je höher der Begabungsdurchschnitt der Eltern desto höher ist der Begabungsdurchschnitt der Kinder.*

Es ist eine Frage, ob die Verteilungsverhältnisse der Tabelle 2

TABELLE 2. *Descendenz der verschiedenen Ehegruppen.*

Gruppe	Eltern	Zahl der Ehen	Zahl der Kinder	Prozentzahlen der Kinder in Klasse			Eltern Durchschnitt	Kinder Durchschnitt
				S	M	U		
1	S × S	7	23	72 % ± 9 %	28 % ± 9 %		7,5 ± 0,68	7,6 ± 0,54
2	S × M, M × S	40	175	60 % ± 4 %	34 % ± 4 %	6 % ± 1 %	6,4 ± 0,28	7,1 ± 0,2
3	S × U, U × S	9	34	26 % ± 8 %	37 % ± 8 %	37 % ± 8 %	4,9 ± 0,6	4,0 ± 0,45
4	M × M	30	113	39 % ± 5 %	49 % ± 5 %	12 % ± 3 %	4,9 ± 0,33	5,7 ± 0,24
5	M × U, U × M	21	75	7 % ± 3 %	40 % ± 6 %	53 % ± 6 %	3,1 ± 0,39	2,8 ± 0,3
6	U × U	7	22		10 % ± 6 %	90 % ± 6 %	1,1 ± 0,68	1,4 ± 0,58

zu der Annahme berechtigen, dass die Musikalität als ein dominantes Merkmal in mendelschen Sinne zu betrachten sei. Hierauf werden wir noch einmal zurückkommen.

Wir haben gesehen, dass eine starke Korrelation zwischen dem Begabungsdurchschnitt der Eltern und dem der Kinder besteht. So ist zum Beispiel bei Begabungsdurchschnitt 7,5 der Eltern der Begabungsdurchschnitt der Kinder 7,6 und bei dem elterlichen Begabungsdurchschnitt 1,1, der der Kinder 1,4. Betrachten wir nun die dazwischenliegenden Zahlenwerte, so fällt uns folgendes auf: Wir finden zweimal hintereinander angegeben, dass der Elterndurchschnitt 4,9 ist. Die entsprechenden Durchschnittszahlen der Kinder sind jedoch sehr verschieden, und zwar ist in der Ehegruppe U × S, bzw. S × U der Begabungsdurchschnitt der Kinder 4,0, in der Eltern-

gruppe  $M \times M$  dagegen 5,7. Dieser Unterschied ist zu erheblich, um ihn ohne weiters als auf Fehlerquellen beruhend erklären zu dürfen, vielmehr macht er eine etwas eingehendere Untersuchung erforderlich.

Wenn man nämlich das ganze Material daraufhin untersucht, wie sich der Begabungsdurchschnitt der Kinder zu dem der Eltern verhält, ganz abgesehen von dem Grad der Begabung, so finden wir, dass in 31 Fällen die Durchschnittszahlen für Eltern und Kinder gleich sind, in 40 Fällen sind die Durchschnittszahlen höher und in 43 Fällen tiefer als die der Eltern, und es fragt sich nun, ob sich diese Verschiedenheiten etwa durch die Divergenz der elterlichen Begabungsgrade erklären lassen. Unter Divergenz soll also hier der Unterschied zwischen der väterlichen und mütterlichen musikalischen Begabung verstanden werden. Hat z. B. in einer Familie der Vater die Bewertungszahl 4, die Mutter die Zahl 7, so sprechen wir von dem Unterschied oder der Divergenz 3. Sind beide Eltern gleich bewertet, haben wir also die Divergenz 0. Der Grad der Divergenz bewegt sich entsprechend den Bewertungszahlen zwischen 0 und 10. Eine Ehe, in der etwa der Vater mit 0, die Mutter mit 10 bewertet ist, hat die Divergenz 10. Die Divergenz 10 kann nur auf eine Art gebildet werden, die Divergenz 9 auf zweifache Art, nämlich  $0 \times 9$  und  $1 \times 10$ , die Divergenz 8 auf 3-fache Art u. s. w. Die Divergenz 0 wird somit am häufigsten gebildet, nämlich auf 11-fache Art.

Untersucht man das vorliegende Material daraufhin, wie oft jeder von den Divergenzwerten 0, 1, 2 u. s. w. vorkommt, so ist zu erwarten, dass die Verteilung der Ehen auf die Divergenzwerte 0 bis 10 eine absteigende Kurve ergeben soll. Fig. 2 vergleicht die Kurve für die gefundene Verteilung der Divergenzkategorien mit der auf Grund der Gesetze der Wahrscheinlichkeit berechneten Verteilungskurve.

Man sieht, dass die beiden Kurven in ihrem Verlauf grosse Übereinstimmung zeigen. Berücksichtigt man jedoch den Umstand,

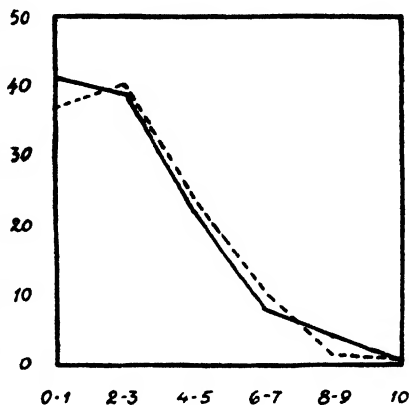


Fig. 2. Verteilung der Divergenzkategorien. — gefunden, - - - nach Wahrscheinlichkeit.

dass die kleinsten Bewertungszahlen 0 und 1 in unserem Material unverhältnismässig häufig vorkommen (falsche Angaben), und scheidet man die Personen mit den oben erwähnten Bewertungszahlen aus dieser Berechnung aus, so zeigt sich folgendes: Eine Wahrscheinlichkeitsberechnung ergibt, dass Ehen mit der Divergenz 0—2 in 67 % der Fälle zu erwarten wären und Ehen mit der Divergenz 3—7 in 33 %. In unserem Material finden wir nun 75 % Ehen mit der Divergenz 0—2 und 25 % Ehen mit der Divergenz 3—7, also 8 % mehr, bezw. weniger als zu erwarten wären.

Dies deutet darauf hin, dass Ehen zwischen Individuen mit verschiedener musikalischer Begabung verhältnismässig seltener und

TABELLE 3.

1	2		3		4
Divergenz der Eltern	Zahl der Ehen	in Prozenten	Zahl der Kinder	in Prozenten	Durchschnittliche Abweichung der Kinder vom Mittel d. Eltern
0—1	41	36 %	149	34 %	+ 0,40 ± 0,13
2—3	39	34 %	170	38 %	+ 0,39 ± 0,12
4—5	22	19 %	86	19 %	+ 0,01 ± 0,18
6—7	8	7 %	25	6 %	— 0,77 ± 0,36
8—9	4	4 %	12	3 %	— 1,80 ± 0,25
Zusammen	114	—	442	—	—

Ehen zwischen Individuen mit gleicher musikalischer Begabung entsprechend häufiger vorkommen, als nach den Gesetzen der Wahrscheinlichkeit zu erwarten wäre.

Uns interessiert nun, wie schon oben angedeutet, welchen Einfluss der Grad der Divergenz auf die durchschnittliche Begabung der Kinder hat. Darüber gibt uns Tabelle 3 Aufschluss.

In den Mittelspalten 2 und 3 finden wir die Zahlen der Ehen und die Anzahl der Nachkommen in absoluten und Prozentzahlen getrennt nach dem Grade der Divergenz, welche in Spalte 1 angegeben ist. Um die einzelnen Gruppen nicht zu klein zu gestalten, wurden immer zwei aufeinanderfolgende Grade vereinigt. In Spalte 4 ist zu sehen, um wieviel höher oder tiefer die durchschnittliche Begabung der Kinder ist als die der Eltern. In der ersten Reihe von Spalte 4 ist als durchschnittliche Abweichung der Kinder vom Mittel

der Eltern die Zahl 0,40 angegeben, d. h. die Kinder sind bei Divergenz 0—1 im Durchschnitt 0,40 höher begabt als die Eltern. Bei ansteigender Divergenz nimmt die positive Abweichung ab, bei der Divergenz 4—5 nähert sie sich 0. Bei weiterem Ansteigen der Divergenz fällt die durchschnittliche Abweichung der Kinder unter das Mittel der Eltern — d. h. also, dass die Kinder, deren eines Elter musikalisch hochbegabt ist, während das andere Elter musikalisch gering begabt ist, unter das Mittel der musikalischen Begabung der Eltern fallen.

Tabelle 3 zeigt also, dass in unserem Material bei zunehmender Divergenz der Eltern der Durchschnitt der Kinder im Verhältnis zu dem der Eltern sinkt, d. h. *ein grosser Begabungsunterschied bei den Eltern scheint für die Begabung der Kinder nicht günstig zu sein.*

Diese Behauptung schliesst natürlich nicht aus, dass in einer Ehe, wo etwa der Vater mit 1, die Mutter mit 9 bewertet ist, auch Kinder vorkommen, die mit 8 oder 9 bewertet werden müssen. Doch sind dies selten vorkommende Fälle. Dies ist auch ohne weiteres verständlich, wenn man bedenkt, dass zum Zustandekommen einer hochmusikalischen Veranlagung das Zusammentreffen sehr vieler günstiger Momente notwendig ist, wofür in einer Ehe mit grosser Divergenz die Vorbedingungen fehlen.

An zweiter Stelle untersuchen wir nun den Einfluss der Divergenz der Seitenlinien auf die musikalische Begabung der Kinder, und stellen fest:

In 16 Fällen ist der Durchschnitt der Kinder gleich dem der Seitenlinien  
 » 37 » » » » » grösser als der der »  
 » 15 » » » » » kleiner » » » »

Bei Feststellung der Divergenz der Seitenlinien ergeben sich aus denselben Gründen wie oben ähnliche Zahlenverhältnisse wie bei der Divergenz der Eltern. Nur ist zwischen väterlichen und mütterlichen Seitenlinien keine grössere Divergenz als 5 aufgetreten. Das liegt daran, dass für die Bewertung der Seitenlinien die Durchschnittszahlen mehrerer Geschwister der betreffenden Familie zugrundegelegt worden sind; hohe Divergenzen werden also deshalb nicht erreicht, weil innerhalb einer Seitenlinie verschieden hohe Bewertungsgrade vorkommen.

In Tabelle 4 wurde die durchschnittliche Abweichung der musikalischen Begabung der Kinder vom Durchschnitt der Seitenlinienbegabung zur Divergenz der Seitenlinien in Relation gebracht. Die Zahl der Familien musste hier wegen unvollständiger Kenntnis der Seitenlinien von 114 auf 68 reduziert werden.



Bei der Divergenz 0—2 beträgt die Abweichung  $+0,93$ ; bei der Divergenz 3—5 nur  $+0,68$ , also  $0,25$  weniger als bei der Divergenz 0—2. Auch hier scheint (wie in Tabelle 3) bei zunehmender Divergenz der Seitenlinien das Sinken des Durchschnitts der Kinder dafür zu sprechen, dass ein *grosser Unterschied in der durchschnitt-*

TABELLE 4.

1	2		3		4
Divergenz der Seitenlinien	Zahl der Ehen	in Prozenten	Zahl der Kinder	in Prozenten	Durchschnittliche Abweichung der Kinder vom Mittel der Seitenlinien
0—2	43	63 %	184	65 %	$+0,93 \pm 0,09$
3—5	25	37 %	100	35 %	$+0,68 \pm 0,19$
Summe:	68	—	284	—	—

TABELLE 5.

*Einfluss der Seitenlinien auf den Begabungsgrad der Kinder.*

	1	2
	Durchschnitt der Seitenlinien grösser als der der Eltern	Durchschnitt der Seitenlinien kleiner als der der Eltern
Zahl der Ehen.....	28	40
Abweichung der Seitenlinien vom Eltern-Durchschnitt.....	$+0,41 \pm 0,13$	$-1,74 \pm 0,16$
Abweichung des Kinder-Durchschnitts von dem der Eltern .....	$+0,92 \pm 0,12$	$-0,59 \pm 0,15$

*lichen Begabung der beiden Seitenlinien für die durchschnittliche Begabung der Kinder ungünstig ist.*

In den Tabellen 3 und 4 wurde gezeigt, dass mit zunehmender Divergenz der Eltern und Seitenlinien die durchschnittliche Begabung der Kinder sinkt. Es wäre nun interessant zu erfahren, ob die durchschnittliche Begabung der Kinder von der der Seitenlinien abhängig ist. Zur Beantwortung dieser Frage sind die Ehen nach dem Gesichtspunkt geordnet worden, ob der Durchschnitt der Seitenlinien

gleich oder höher als der der Eltern, oder aber ob der Durchschnitt der Seitenlinien niedriger als der der Eltern ist. Wir kommen zu folgendem Ergebnis (Tab. 5).

In der ersten Gruppe — Durchschnitt der Seitenlinien gleich oder grösser als der der Eltern — finden wir, dass der Gesamtdurchschnitt der Seitenlinien um 0,41 höher ist als der Gesamtdurchschnitt der Eltern, während der Gesamtdurchschnitt der Kinder 0,92 höher ist als der der Eltern. *Wo der mittlere Begabungsgrad der Seitenlinien über dem der Eltern liegt, liegt auch der mittlere Begabungsgrad der Kinder über dem der Eltern.*

Danach wurden alle die Familien zusammengefasst, in denen der Seitenlinien-Durchschnitt tiefer steht als der Durchschnitt der Eltern. Wir finden, dass der mittlere Begabungsgrad der Seitenlinien um 1,74 tiefer steht als der der Eltern und dass dabei die Abweichung der Kinder vom Elterndurchschnitt — 0,59 ist. *Wenn der mittlere Begabungsgrad der Seitenlinien tiefer liegt als der der Eltern, liegt auch der mittlere Begabungsgrad der Kinder unter dem der Eltern.*

In Spalte 1, wo der Durchschnitt der Seitenlinien grösser ist als der der Eltern, sowie auch in Spalte 2, wo der Durchschnitt der Seitenlinien kleiner ist als der der Eltern, ist der Durchschnitt der Kinder höher als der der Seitenlinien. Wie bereits früher erwähnt worden ist, waren nicht alle Seitenlinien für Messungen erreichbar, und sind bei der anstatt dessen vorgenommenen Schätzung des öfteren zu tief bewertet worden. So finden wir auch in Tabelle 5 nur 28 Ehen mit höher- und 40 Ehen mit tieferstehenden Seitenlinien. In Wirklichkeit sind wohl viele von den hier als tieferstehend mitgerechneten Seitenlinien eigentlich höher zu bewerten als der Elterndurchschnitt, und diese zu tief geschätzten Seitenlinien werden bewirkt haben, dass der Durchschnitt der Kinder in den Ehen mit tiefstehenden Seitenlinien nicht noch tiefer als — 0,59 unter den Elterndurchschnitt sinkt.

Wir wollen zuletzt noch einmal kurz die in Tabelle 2 gegebenen prozentualen Verteilungsverhältnisse der Nachkommen innerhalb der 6 verschiedenen Ehegruppen besprechen. Die Frage ist, ob diese Verteilungsverhältnisse zu der Annahme berechtigen, die Musikalität als ein dominantes Merkmal im mendelschen Sinne anzunehmen.

Es muss hier auf die Fehlerquellen und auf die Willkürlichkeit solcher Verteilungsverhältnisse, wie wir sie in der Tabelle 2 vor uns



Fig. 3 gegebene schematische Darstellung der Verteilungsverhältnisse der Nachkommen in den 6 Ehegruppen, wo diese in Form von 10-Kinder-Ehen illustriert werden, so wird einem ohne weiteres verständlich, dass sich das Bild zugunsten der Dominanz je nach der Umgrenzung der drei Klassen U, M und S ändern würde. Denn je grösser die Anforderungen sind, die man an »musikalisch« und »sehr musikalisch« stellt, desto mehr werden die Verteilungsverhältnisse für intermediären, ja sogar für rezessiven Erbgang sprechen.

Wir sind daher der Ansicht, dass, solange keine einheitliche Definition und Umgrenzung der Begriffe »musikalisch« und »unmusikalisch« existiert, so lange fehlt die erste Bedingung zu einer Entscheidung ob sich die Musikalität in ihrem Erbgang dominant, intermediär oder rezessiv verhält.

### SCHLUSSERGEBNISSE.

Wir schliessen aus der Berechnung der mittleren Fehlergrenzen, und aus der Tatsache, dass die Durchschnittswerte für Kinder, Eltern und Seitenlinien annähernd gleich sind, dass das Material zu einem Vergleich dieser drei Gruppen auf Grund der angewandten Mess- und Bewertungsmethode berechnen.

1. In unserem Material haben unbegabte Eltern nie sehr begabte Kinder, sehr begabte Eltern nie unbegabte Kinder.

2. Je höher der Begabungsdurchschnitt der Eltern, desto höher ist der Begabungsdurchschnitt der Kinder.

3. Bei geringer Divergenz der Eltern steht in unserem Material der Begabungsdurchschnitt der Kinder über dem der Eltern, bei zunehmender Divergenz sinkt der Begabungsdurchschnitt der Kinder, sodass bei grosser Divergenz der Eltern der Begabungsdurchschnitt der Kinder unter dem der Eltern steht. Demnach scheint grosser Begabungsunterschied bei den Eltern einen ungünstigen Einfluss auf den Begabungsgrad der Kinder auszuüben.

4. Bei zunehmender Divergenz der Seitenlinien sinkt der Begabungsdurchschnitt der Kinder.

5. Seitenlinien mit hohem Begabungsdurchschnitt heben den Begabungsdurchschnitt der Kinder, Seitenlinien mit niederem Begabungsdurchschnitt senken den der Kinder.

6. Eltern und Seitenlinien sind im Durchschnitt gleich dazu geeignet die Fähigkeiten der Kinder zu erklären.

7. Ehen zwischen Individuen verschiedener musikalischer Be-

gabung sind seltener als Ehen zwischen Individuen gleicher musikalischen Begabung.

8. Die Frage, inwiefern sich die musikalische Begabung in ihrem Erbgang dominant, intermediär oder rezessiv verhält, richtet sich in erster Linie nach der Definition und Umgrenzung der Begriffe »musikalisch« und »unmusikalisch«.

Zur Berechnung des mittleren Fehlers sind nach den Methoden der Ausgleichsrechnung zwei Formeln benutzt worden:

1. Erscheint ein Merkmal bei einer Anzahl von  $n$  Personen in  $p$  %, so ist der mittlere Fehler

$$r = \pm \sqrt{\frac{p(100-p)}{n}} \%$$

2. Ist  $m$  die Durchschnittszahl für  $n$  Einzelfälle,  $l$  die Bewertungszahl des Einzelfalles und  $\lambda$  seine Abweichung vom Durchschnitt, sodass also

$$m + \lambda = l,$$

und ist  $[\lambda\lambda]$  die Quadratsumme der Einzelabweichungen, so ist der mittlere Fehler

$$r = \pm \sqrt{\frac{[\lambda\lambda]}{n(n-1)}}.$$

In den nächsten Arbeiten sollen die Korrelationen zwischen verschiedenen musikalischen Eigenschaften und Fähigkeiten untereinander und auch zwischen musikalischen und aussermusikalischen Eigenschaften, bezw. Fähigkeiten, unter Benutzung der Ausgleichs- und Korrelationsrechnung und der Methoden der Kollektivmasslehre untersucht werden. Dabei werden wir Gelegenheit nehmen den von FRITZ LENZ vorgeschlagenen Korrelationsindex praktisch mit dem bisher für Untersuchungen anderer Art benutzten Bravais'schen Korrelationskoeffizienten zu vergleichen.

# DIE ZEICHNUNG DER SAMENSCHALE VON PHASEOLUS MULTIFLORUS

VON KLAAS TJEBBES

VEREDLUNGSINSTITUT DER SCHWEDISCHEN ZUCKERFABRIKEN,  
HILLESHÖG BEI LANDSKRONA

---

**O**BGLEICH schon MENDEL Kreuzungen mit *Phaseolus multiflorus* ausgeführt und daran grundlegende theoretische Betrachtungen geknüpft hat und obgleich später E. VON TSCHERMAK (1901, 1904) und andere Autoren (HOFFMANN, 1916, KÖRNICKE 1889) unsere Kenntnisse über die Genetik dieser Art wesentlich gefördert haben, wissen wir noch immer recht wenig Genaues. Die Pflanze ist ja für Versuche viel weniger geeignet wie *Phaseolus vulgaris*, und die meisten Arbeiten haben, infolge der technischen Schwierigkeiten, nur negative Resultate ergeben.

Besonders günstige Umstände haben es dem Autor in seinem Versuchsgarten in Huizen, Holland, in den Jahren 1919 bis 1923, ermöglicht, wenigstens in einigen Fällen, etwas tiefer auf dieses Thema einzugehen. Seine Übersiedelung nach Schweden hat ihn aber gezwungen, mit diesen Versuchen aufzuhören, weshalb nur über zwei Kreuzungsserien Näheres mitgeteilt wird. Vor Beginn der Versuche wurde das vorhandene Material durchprobiert, um Linien zu finden mit möglichst wenig herabgesetzter Fertilität bei Selbstbestäubung. Es gelang auch wirklich, einige Rassen zu erhalten, welche bei Isolierung in einem Gewächshausabteil bei Kohlensäurezufuhr und künstlicher Selbstbestäubung der mittleren Blumen der zuerst gebildeten Blumenstände regelmässig gute Samen, wenn auch gering an der Zahl, ansetzten. Diese Rassen, eine weissblühende langschotige und eine rotblühende, wurden für die erste hier zu beschreibende Kreuzung verwendet, für die zweite dieselbe rotblühende als Mutter, und als Vater eine weissblühende Pflanze aus Samen, die ich aus Chile erhalten hatte.

## ERSTE KREUZUNG.

(*Weisse Langschotige* × *Rotblühende mit purpurroten, schwarzgefleckten Samen*. 13 gute Samen.)

Die 13 F<sub>1</sub>-Pflanzen, welche wie die Vaterpflanze aussahen, wurden zusammen in einem gegen Insektenbesuch geschützten Hause ausge-

pflanzt, und alle so viel wie möglich miteinander gekreuzt. Es war anzunehmen, dass die  $F_1$ -Individuen alle die gleiche genotypische Zusammensetzung hatten, und weil der Samenansatz bei Kreuzung besser ist, wurde dieses Verfahren gewählt. Es entstanden ungefähr 120 Samen. Diese hatten alle dieselbe Farbe und Zeichnung wie die rote Vatterasse, nur etwas heller, was aber bei der ziemlich variablen Intensität der Färbung dieser Rasse zuerst nicht auffiel, umsomehr weil Samen verschiedenen Alters wegen des Dunklerwerdens beim Aufbewahren nicht gut miteinander verglichen werden können.



Fig. 1. Typus Dunkelgefleckt.



Fig. 2. Typus Abgestuft gefleckt.

(Dreifache Vergrößerung. Die purpurrote Grundfarbe ist weggelassen.)

Es wurden etwas über 100  $F_2$ -Pflanzen erzielt, von denen gerade Hundert reife Samen lieferten. Die Pflänzchen wurden sämtlich auspiert, wobei der Unterschied zwischen Weiss- und Rotblühend schon am Hypokotyl erkenntlich war. Von den weissen sowohl wie von den roten wurde eine Anzahl isoliert. Einige Äste dieser Pflanzen wurden in dünnster Gaze eingebeutelt und die mittleren Blumen künstlich selbstbestäubt. Ohne absichtliche Bestäubung erhält man nur in den seltensten Fällen Samenansatz.

Bei der Samenreife zeigte es sich, dass die weissblühenden Pflanzen ohne Ausnahme weisse Samen trugen, die rotblühenden, ebenfalls

ohne Ausnahme, purpurrote mit schwarzer Zeichnung. Es war jetzt aber deutlich, dass die Intensität der Samenpigmentierung nicht bei allen Pflanzen dieselbe war, sondern dass sich klar und ohne Schwierigkeit zwei Klassen unterscheiden liessen. Die schwarze Fleckung der Feuerbohnen Samen besteht bekanntlich aus einer nach der Nabelseite hin konzentrierten, in entgegengesetzter Richtung mehr und mehr zerstreuten Anhäufung von Pigment. Nun ist die Farbe des Pigments bei der einen der obengenannten Klassen überall tiefschwarz, bei der anderen Klasse nur in dem konzentrierten Teil tiefschwarz, aber in den zerstreut liegenden Flecken grauschwarz; es macht etwa den Eindruck, als ob es zwei verschiedene Fleckungsmuster gäbe, ein unteres graues, und ein darüber angebrachtes tiefschwarzes. Die Ausbreitung des Pigmentes ist bei beiden Klassen dieselbe, doch macht das Ganze in der erstgenannten Klasse, die mit »dunkel« bezeichnet wird, einen dunkleren Eindruck als in der zweiten, die im Folgendem mit dem Wort »abgestuft« angedeutet wird. (Fig. 1 und 2.)

Die Verteilung der drei Farbenklassen über die 100 Pflanzen der zweiten Generation war wie folgt:

TABELLE 1. Zusammensetzung der  $F_2$  der Kreuzung von Weisse Langschotige  $\times$  Rotblühende Feuerbohne.

1 w	11 w	21 w	31 ( ) a	41 a	51 ( ) a	61 ( ) d	71 ( ) a	81 a	91 ( ) d
2 ( ) w	12 ( ) w	22 w	32 ( ) a	42 d	52 ( ) a	62 ( ) a	72 ( ) d	82 a	92 ( ) a
3 ( ) w	13 w	23 w	33 ( ) d	43 a	53 ( ) d	63 ( ) d	73 ( ) a	83 d	93 ( ) a
4 ( ) w	14 w	24 w	34 ( ) d	44 a	54 ( ) a	64 ( ) a	74 ( ) a	84 d	94 ( ) a
5 ( ) w	15 w	25 w	35 ( ) a	45 d	55 ( ) d	65 ( ) a	75 ( ) a	85 a	95 ( ) a
6 ( ) w	16 w	26 w	36 ( ) a	46 d	56 ( ) a	66 ( ) d	76 ( ) d	86 a	96 ( ) a
7 ( ) w	17 w	27 w	37 ( ) d	47 d	57 ( ) a	67 ( ) d	77 ( ) a	87 a	97 ( ) d
8 ( ) w	18 w	28 a	38 ( ) a	48 a	58 ( ) a	68 ( ) a	78 ( ) d	88 d	98 ( ) d
9 ( ) w	19 w	29 w	39 ( ) a	49 a	59 ( ) d	69 ( ) d	79 ( ) a	89 a	99 ( ) d
10 ( ) w	20 w	30 a	40 ( ) a	50 a	60 ( ) a	70 ( ) a	80 ( ) a	90 a	100 ( ) d

Zeichenerklärung: w weissblühend, weisse Samen;

a rotblühend, purpurfarbene Samen mit abgestufter Fleckung;

d rotblühend, purpurfarbene Samen mit dunkler Fleckung;

( ) von dieser Pflanze wurden Äste gebeutelt;

— (unterstrichene Nummer) bei Selbstbestäubung gute Samen erhalten.



Es fand also eine Spaltung statt in:

Weiss 28,

Rot 72; davon:

dunkel 26,

abgestuft 46.

Diese Zahlen, die offenbar ein Verhältnis 1 : 1 : 2 darstellen, scheinen auf eine einfache monohybride Spaltung hinzudeuten. Dass eine solche aber nicht ohne Weiteres angenommen werden kann, ging aus der im folgenden Jahre untersuchten  $F_3$ -Generation hervor.

**TABELLE 2.** *Spaltungen in der dritten Generation der Kreuzung von Langschotige Weisse  $\times$  Rotblühende Feuerbohne.*

Nummer der $F_3$ -Familie	aus $F_2$ -Nr	weiss	abgest.	dunkel	Nummer der $F_3$ -Familie	aus $F_2$ -Nr	weiss	abgest.	dunkel
1922 Nr 1	3	8	0	0	1922 Nr 22	70	1	4	1
2	4	2	0	0	23	71	6	12	5
3	6	10	0	0	24	73	2	5	1
4	8	19	0	0	25	75	2	5	0
5	9	5	0	0	26	77	4	11	0
6	10	10	0	0	27	79	1	3	1
7	32	1	4	2	28	80	5	18	0
8	35	5	16	0	29	92	2	2	1
9	38	8	21	0	30	93	1	5	0
10	39	2	7	0	31	94	5	15	0
11	40	11	38	0	32	33	0	4	11
12	51	6	14	5	33	37	0	1	2
13	52	2	4	1	34	53	0	11	30
14	54	3	11	0	35	55	0	6	16
15	56	1	2	2	36	59	0	3	5
16	58	7	13	5	37	61	0	4	10
17	60	4	10	0	38	63	0	2	7
18	62	2	8	0	39	67	0	2	6
19	64	5	9	5	40	78	0	8	22
20	65	4	12	0	41	98	0	1	1
21	68	1	1	0	42	100	0	4	16

Wie aus Tabelle 1 ersichtlich, waren von 6 weissen, 11 dunkelgefleckten und 25 abgestuft gefleckten  $F_2$ -Pflanzen nach Selbstbestäubung gute Samen erhalten worden. Nur diese Samen wurden als 42  $F_3$ -Familien ausgesät. Nach der Ernte stellte es sich heraus:

- 1) dass alle weissen Familien nur weiss ergaben;
- 2) dass alle dunklen Familien in 3 dunkel, 1 abgestuft spalteten;

3) dass die abgestuften Familien in zwei Gruppen zerfielen, in einem Verhältnis von 11 : 14;

4) dass die Familien der einen dieser Gruppen in 1 weiss auf 3 abgestuft spalteten;

5) dass die Familien der anderen dieser Gruppen in 1 weiss, 2 abgestuft, 1 dunkel spalteten.

Der Eigentümlichkeit der erhaltenen Zahlen wegen werden die vollständigen Resultate der  $F_3$  in Tabelle 2 zusammengestellt.

Die Spaltungszahlen der Familien 32 bis 42, also der Nachkommenschaften von geselbsteten dunklen  $F_2$ -Pflanzen, nähern sich alle recht gut dem Verhältnis 1 abgestuft zu 3 dunkel. Alle diese Familien zusammen geben 46 abgestuft, 126 dunkel.

Die Familien 8, 9, 10, 11, 14, 17, 18, 20, 21, 25, 26, 28, 30 und 31, welche kein dunkel ergaben, haben zusammen 57 weiss, 178 abgestuft.

Die Familien 7, 12, 13, 15, 16, 19, 22, 23, 24, 27 und 29 spalten alle in weiss, abgestuft und dunkel, zusammen resp. 32 : 72 : 29.

Es ist klar, dass, wenn man die Familien aus den abgestuftgefleckten  $F_2$ -Pflanzen zusammen rechnet, und dann eine Spaltung in 82 weiss, 250 abgestuft, 29 dunkel erhält, es nicht möglich ist, diese Zahlen in eines der bekannten Spaltungsschemata unterzubringen. Weiter leuchtet es ein, dass dunkel und abgestuft nicht als homo- und heterozygote Erscheinungsform eines Faktors betrachtet werden können. Beide Farbenklassen geben ja sowohl die eine als die andere in der Nachkommenschaft.

Da alle abgestuften  $F_2$ -Pflanzen weiss abspalten, aber zu gleicher Zeit auch die nicht weiss abspaltenden dunklen Familien abgestufte ergeben, muss der abgestufte Phänotypus wenigstens zwei verschiedene Genotypen repräsentieren. Und da auch die weiss abspaltenden wieder in zwei deutlich ungleiche Gruppen zerfallen, haben wenigstens drei Genotypen abgestuft als Äusserungsform. Der letztgenannte Umstand macht es ausserdem wahrscheinlich, dass die  $F_1$  nicht homogen gewesen ist.

Alles zusammengekommen macht den Eindruck, dass wir in dieser Kreuzung nur durch die Annahme von multiplen Allelomorphen zu einer befriedigenden Deutung der Zahlen gelangen werden

Ich nehme daher an, dass hier zwei unilokale Faktoren  $A_u$  und  $A_d$  im Spiel sind.  $A_d$  dominiert über  $A_u$  und beide über  $a$ . Theoretisch bestehen die rotblühenden Rassen aus  $A_u^2$ ,  $A_u A_d$ , und  $A_d^2$ . In Wirklichkeit aber ist, wie wir später sehen werden, die überwiegende Mehrzahl immer  $A_u A_d$ . Die bei der Kreuzung mit weiss,  $a^2$ , entstehende  $F_1$

setzt sich zusammen aus  $A_u a$  und  $A_d a$ , welche beide den abgestuften Phänotypus zeigen. Gerade weil, wie oben erwähnt, die  $F_1$ -Individuen alle miteinander gekreuzt wurden, kann man die  $F_2$  hier als das Resultat einer Kreuzung  $A_u a \times A_d a$  auffassen. Eine solche Kreuzung muss geben:

- I. 25 %  $a^2$ , die konstant weiss bleiben.
- II. 25 %  $A_u a$ , die bei Selbstung spalten in  $\frac{1}{4} a^2$ ,  $\frac{2}{4} A_u a$ ,  $\frac{1}{4} A_u^2$ .
- III. 25 %  $A_d a$ , » » » » »  $\frac{1}{4} a^2$ ,  $\frac{2}{4} A_d a$ ,  $\frac{1}{4} A_d^2$ .
- IV. 25 %  $A_u A_d$ , » » » » »  $\frac{1}{4} A_u^2$ ,  $\frac{2}{4} A_u A_d$ ,  $\frac{1}{4} A_d^2$ .

Die zu den genetischen Formeln gehörigen Phänotypen sind, wie oben angedeutet, die Folgenden:

Weiss: nur  $a^2$ .

Abgestuft:  $A_d a$ ,  $A_u a$ ,  $A_u^2$ .

Dunkel:  $A_d^2$ ,  $A_u A_d$ .

Laut der aufgestellten Arbeitshypothese soll demnach die  $F_2$  aus vier Gruppen bestehen, 25 % weiss, 25 % abgestuft ( $A_u a$ ), 25 % ebenfalls abgestuft, aber genotypisch verschieden ( $A_d a$ ), und 25 % dunkel ( $A_u A_d$ ). Dies stimmt mit dem in der  $F_2$  Gefundenen gut überein.

In der aus Selbstbestäubung gewonnenen  $F_3$  muss es sich dann laut der Arbeitshypothese zeigen, dass die abgestuften  $F_2$ -Pflanzen zu zwei Genotypen gehören, und zwar an ungefähr gleicher Zahl. Weil es bei der Wahl der zu isolierenden Pflanzen natürlich noch nicht möglich war, zwischen den dunklen und den abgestuften zu unterscheiden, wurden die Pflanzen ganz willkürlich (nach den Reihen) gewählt. Es hat sich aber später, wie schon erwähnt, herausgestellt, dass in der Tat von den 25 isolierten abgestuften  $F_2$ -Pflanzen ungefähr die Hälfte (11) zu dem einen, und die andere Hälfte (14) zu dem zweiten Genotypus gerechnet werden muss, was angesichts der willkürlichen Wahl der Elternpflanzen aus einem ungefähr zweifach grösseren Material, als eine sehr gute Übereinstimmung mit der Erwartung anzusehen ist.

Weitere Postulate der benutzten Arbeitshypothese sind, dass in der  $F_3$  die Abgestuften immer, die Dunklen nie weiss abspalten, was auch ausnahmslos stimmt, ebenso, dass weiss nur weiss gibt.

Die eine Klasse von Abgestuft (oben mit II angegeben) muss 25 % weiss, 75 % abgestuft (in zwei nur genotypisch verschiedenen Gruppen), geben. Die oben genannten Resultate sind hiermit konform.

Die andere Klasse von Abgestuft (III) soll dagegen eine Spaltung 25 % weiss, 50 % abgestuft (von nur einem Genotypus) und 25 %

dunkel geben. Auch in dieser Beziehung stimmen die gefundenen Daten mit der Theorie.

Die Klasse Dunkel (IV) endlich muss Spaltungen zeigen von 25 % abgestuft und 75 % dunkel, die letzteren in zwei genotypisch ungleichen Gruppen zerfallend. Auch dieses Postulat geht in der  $F_3$  in Erfüllung.

Zur weiteren Prüfung meiner Erklärungshypothese habe ich eine Anzahl  $F_3$ -Pflanzen isoliert und selbstbestäubt und von den gewonnenen Samen einige  $F_4$ -Familien gezüchtet. Daneben wurden auch einige  $F_3$ -Pflanzen, zum Teil dieselben wie die, welche selbstbestäubt wurden, mit rein gezüchtetem Weiss zurückgekreuzt.

Die Resultate der vierten Generation sind in Tabelle 3 zusammengestellt.

TABELLE 3. Familien der vierten Generation der Kreuzung Weisse Langschotige  $\times$  Rotblühende Feuerbohne.

A. Mutterpflanze abgestuft aus  $F_2$  abgestuft Gruppe II ( $A_u a$  und  $A^2_u$  selbstbestäubt).

Aus  $F_3$  no 8 ( $F_2$  35):

1922—218 .....	keine Samen erhalten				
» 220 .....	16	»	»	, Spaltung	4 weiss, 10 abgestuft
» 221 .....	33	»	»	»	8 » 25 »
» 231 .....	8	»	»	»	1 » 3 »

Aus  $F_3$  no 14 ( $F_2$  54):

1922—16 .....	19	»	»	»	3 » 12 »
» 30 .....	40	»	»	»	10 » 29 »
» 31 .....	keine	»	»		
» 38 .....	»	»	»		

Aus  $F_3$  no 28 ( $F_2$  80):

1922—111 .....	keine	»	»		
» 112 .....	34	»	»	»	9 » 23 »
» 119 .....	11	»	»	»	2 » 7 »

Aus  $F_3$  no 31 ( $F_2$  94):

1922—298 .....	7	»	»	»	2 » 5 »
» 301 .....	24	»	»	»	5 » 18 »
» 302 .....	34	»	»	»	8 » 19 »
» 309 .....	10	»	»	»	1 » 2 »
» 310 .....	keine	»	»	»	

In dieser Gruppe wurden 16 Pflanzen isoliert.

Davon waren 5 Pflanzen selbststeril.

Die übrigen lieferten zusammen 236 Samen.

Davon wurden 206  $F_4$ -Pflanzen erhalten. Spaltung 53 weiss, 153 abgestuft.

**B. Mutterpflanze abgestuft aus  $F_2$  abgestuft Gruppe III ( $A_d\alpha$  selbstbestäubt).**

Aus  $F_2$  no 12 ( $F_2$  51):

1922—150	21	Samen erhalten, Spaltung 4 weiss, 10 abgestuft, 5 dunkel
» 157	9	» » » 2 » 5 » 2 »
» 160	23	» » » 6 » 11 » 4 »

Aus  $F_2$  no 19 ( $F_2$  64):

1922—328	6	» » » 0 » 3 » 1 »
» 329	14	» » » 4 » 7 » 2 »

Aus  $F_2$  no 23 ( $F_2$  71):

1922—347	28	» » » 7 » 12 » 7 »
----------	----	--------------------

In dieser Gruppe wurden 6 Pflanzen isoliert.

Davon waren keine selbststeril.

Sie lieferten zusammen 101 Samen.

Daraus wurden 92  $F_3$ -Pflanzen erhalten, Spaltung 23 weiss, 48 abgest., 21 dunkel.

**C. Mutterpflanze abgestuft aus  $F_2$  dunkel ( $A^2_u$  selbstbestäubt).**

Aus  $F_2$  no 34 ( $F_2$  53):

1922—132	keine	Samen erhalten.
» 135	»	» »
» 136	3	» » , gaben 3 abgestufte Pflanzen
» 139	keine	» »

Aus  $F_2$  no 37 ( $F_2$  61):

1922—3	»	» »
» 6	1	» » , nicht gekeimt

Aus  $F_2$  no 42 ( $F_2$  100):

1922—52	1	» » » »
» 53	keine	» » » »
» 57	2	» » » »

In dieser Gruppe wurden 9 Pflanzen isoliert.

Davon waren 5 Pflanzen selbststeril.

Von den übrigen lieferten 3 Pflanzen nur wenige, nichtkeimende Samen.

Nur eine Pflanze gab 3 Samen, welche keimten und 3 abgestufte Pflanzen gaben.

**D. Mutterpflanze dunkel aus  $F_2$  abgestuft-Gruppe III ( $A^2_d$  selbstbestäubt).**

Aus  $F_2$  no 12 ( $F_2$  51):

1922—151	keine	Samen erhalten
» 152	»	» »
» 153	6	» » , gaben 6 dunkelgefl. Pflanzen
» 158	2	» » » 2 » »

Aus  $F_2$  no 19 ( $F_2$  64):

1922—330	5	» » » 4 » »
» 331	keine	» »
» 333	2	» » , nicht gekeimt
» 335	1	» » , gab eine dunkelgefl. »

Aus  $F_3$  no 23 ( $F_2$  71):

1922—348 .....	3	Samen erhalten, gaben 3 dunkelgefl. Pflanzen
» 349 .....	keine	» »
» 350 .....	»	» »
» 352 .....	»	» »

Aus  $F_3$  no 29 ( $F_2$  92):

1922—70 .....	»	»	»
---------------	---	---	---

In dieser Gruppe wurden 13 Pflanzen isoliert.

Davon waren 7 Pflanzen selbststeril.

Von den übrigen gab eine Pflanze nur 2 Samen, welche nicht keimten.

Die restierenden 5 Pflanzen gaben 17 Samen.

Daraus entstanden 16  $F_4$ -Pflanzen, alle dunkelgefleckt.

E. Mutterpflanze dunkelgefl. aus  $F_2$  dunkelgefl. ( $A_u A_d$  und  $A^2_d$  selbstbestäubt).

Aus  $F_3$  no 34 ( $F_2$  53):

1922—131 ....	keine Samen erhalten	
» 133 .....	8	» » , gaben 8 Pflanzen, alle dunkel
» 137 .....	6	» » , Spaltung 2 abgestuft, 3 »
» 138 .....	17	» » , » 4 » 11 »

Aus  $F_3$  no 37 ( $F_2$  61):

1922— 7 .....	9	» » , » 2 » 6 »
» 8 .....	keine	» »
» 10 .....	11	» » , gaben 11 Pflanzen, alle »
» 11 .....	2	» » , nicht gekeimt
» 13 .....	19	» » , Spaltung: 4 abgestuft, 14 »
» 14 .....	keine	» »

Aus  $F_3$  no 42 ( $F_2$  100):

1922—54 .....	22	» » , » 6 » 14 »
» 55 .....	5	» » , » 1 » 3 »
» 56 .....	keine	» »
» 58 .....	10	» » , » 2 » 7 »

In dieser Gruppe wurden 14 Pflanzen isoliert.

Davon waren 4 Pflanzen selbststeril, und eine gab nur 2 nichtkeimende Samen.

Von den übrigen 9 Pflanzen kamen 109 Samen.

Daraus wuchsen empor 98  $F_4$ -Pflanzen.

Nach der verschiedenen Spaltung lassen sich die fertilen Familien dieser Gruppe in zwei Klassen verteilen. Die eine Klasse (1922—133 und —10) gab nur dunkelgefl. (19 aus 19 Samen).

Die andere Klasse (7 Familien) spaltete in 21 abgestuft, 58 dunkel.

Es geht aus der Tabelle hervor, dass alle erwarteten und möglichen Kombinationen zwar realisiert werden, dass aber  $A^2_u$  fast vollkommen selbststeril ist, und dass  $A^2_d$  auch eine sehr herabgesetzte Selbstfertilität besitzt. Auch wenn noch anscheinend gute Samen gebildet werden, wachsen daraus bei  $A^2_d$  nur in wenigen, bei  $A^2_u$  nur in einem einzigen

Fälle Pflanzen empor. Alle erhaltene Zahlen stimmen gut mit der Arbeitshypothese überein, und obgleich die Zahlen in den einzelnen Familien bisweilen etwas klein sind, um als endgültige Beweise dienen zu können, muss bei der grossen Anzahl von Familien und der grossen Schwierigkeit des Materials eine strengere Beweisführung für ausgeschlossen gehalten werden.

Dazu kommt noch, dass eine Anzahl der selbstbestäubten  $F_2$ -Pflanzen auch, wie oben erwähnt, mit weiss zurückgekreuzt wurden. Die Resultate dieser Zurückkreuzungen sind in der 4. Tabelle niedergelegt.

TABELLE 4. Resultate von Rückkreuzungen von  $F_2$ -Individuen aus der Kreuzung Weisse Langschotige  $\times$  Rotblühende Feuerbohne mit der weissen Mutterform.

$F_2$ -Mutter-Pflanze	Resultat von Selbstbest.			Theoret. genotyp. Formel:	Erwartung bei Rückkreuz. m. Weiss			Gefunden:		Abstammung der Mutterpfl.
	We.	Abg.	Du.		We.	Abg.	Du.	We.	Abg.	
1922—231	1	3	0	$(A_0a)^2$	50 %	50 %	0 %	4	5	$F_1$ -8, $F_2$ -35 Abg. aus Abg. II
» 111	Steril			$(A_u^2)$	0 %	100 %	0 %	0	6	» 28 » 80 » » »
» 31	»			»	0 %	100 %	0 %	0	1	» 14 » 54 » » »
» 301	5	19	0	$(A_0a)$	50 %	50 %	0 %	1	1	» 31 » 94 » » »
» 150	4	10	5	$(A_0a)$	50 %	50 %	0 %	2	1	» 12 » 51 » » » III
» 329	4	7	2	»	50 %	50 %	0 %	2	0	» 19 » 64 » » »
» 347	7	12	7	»	50 %	50 %	0 %	5	6	» 23 » 71 » » »
» 3	Steril			$(A_u^2)$	0 %	100 %	0 %	0	4	» 37 » 61 » » Dunkel
» 151	Steril			$(A_d^2)$	0 %	100 %	0 %	0	4	» 12 » 51 Dunkel » Abg. III
» 153	0	0	6	»	0 %	100 %	0 %	0	5	» 12 » 51 » » »
» 8	Steril			wahrsch. $(A_d^2)$	0 %	100 %	0 %	0	3	» 37 » 61 Dunkel » Dunkel
» 11	2 Samen, nicht gekeimt			»	0 %	100 %	0 %	0	2	» 37 » 61 » » »
» 13	0	4	14	$(A_0A_d)$	0 %	100 %	0 %	0	6	» 37 » 61 » » »

Die in dieser Tabelle mitgeteilten Zahlen stimmen in allen Einzelheiten mit dem, was laut der aufgestellten Arbeitshypothese zu erwarten war. Besonders interessant erscheinen die Resultate der Rückkreuzungen mit denjenigen  $F_2$ -Individuen, welche bei Selbstbestäubung keine oder nicht keimende Samen ergeben hatten.

Z. B. die Nummern 1922—31 und — 111, Abgestuft aus  $F_2$ -Abgestuft Gruppe II, hatten bei Selbstbestäubung keine Samen ergeben. Theoretisch konnten sie  $A_u a$  oder  $A^2_u$  gewesen sein; wegen der Sterilität wurde  $A^2_u$  angenommen. Bei Rückkreuzung mit Weiss gaben sie 100 % Abgestuft, kein Weiss. Hierdurch wurde festgestellt, dass die Formel in der Tat  $A^2_u$  war, denn wenn dieselbe  $A_u a$  gewesen wäre, hätte eine Spaltung in Weiss und Abgestuft auftreten müssen.

Dass bei 1922—329 neben den 2 weissen keine Abgestuften, wie erwartet, auftraten, muss der zu geringen Zahl von Pflanzen zugeschrieben werden; es waren überhaupt nur 2 Samen da.

Es wäre interessant gewesen, den Versuch mit den 6 abgestuften Pflanzen aus 1922—13, welche theoretisch zu zwei verschiedenen Genotypen gehören müssen, nämlich  $A_u a$  und  $A_d a$ , ebenso wie die ursprüngliche  $F_1$ , fortzusetzen. In der  $F_4$  wurden aber keine weitere Isolierungen und Selbstbestäubungen vorgenommen.

## ZWEITE KREUZUNG.

(*Rotblühende*  $\times$  *Chilenische Weisse Feuerbohne*.)

Die Mutterpflanze war dieselbe wie die, welche in der ersten Kreuzung die Rolle der Vaterpflanze gespielt hatte. Es wurden vier Schoten mit zusammen 11 Samen erhalten, und die  $F_1$  bestand aus 10 Pflanzen, welche in einem Gewächshausabteil isoliert abblühten und so viel wie möglich mit einander gekreuzt wurden. Leider waren alle Pflanzen etwas spät zur Blüte gelangt, und noch bevor die Samen reif waren, wurden die Pflanzen in dem inzwischen an der Seite geöffneten Gewächshause durch schwere Nachtfröste getötet. Obgleich alle Pflanzen Samen angesetzt hatten, wurden nur von 8 Pflanzen reife Samen erhalten, und zwar von 3 Pflanzen je 2 Schoten, von 5 je nur eine, zusammen 39 gute Samen. Diese Samen waren scheinbar alle gleich; sie wurden zuerst durchwegs als »abgestuft gefleckt« klassifiziert; späterhin aber wurde gefunden, dass ausser der gewöhnlichen Fleckung wenigstens bei einem Teil der Samen noch ein anderes Muster vorhanden war. Anfangs hatte ich dieses andere Muster übersehen, nach dem Erscheinen desselben Musters in etwas deutlicher Form in der zweiten Generation wurde es erkannt und auch in älteren Samen nach einiger Übung immer ohne Mühe von der gewöhnlichen Fleckung unterschieden. Näheres hierüber unten bei der Beschreibung der  $F_2$ .

Von den 38 Samen der ersten Generation erhielt ich 36 blühende  $F_2$ -Pflanzen, welche alle Samen lieferten, und alle isoliert (2 oder 3 Äste) und selbstbestäubt wurden.



Bei der Betrachtung der reifen Samen fiel es gleich auf, dass durch die Chilenische weisse Bohne wenigstens zwei neue Farbfaktoren, die in der Langschotigen Weissen Muttersorte der ersten Kreuzung nicht vorkamen, in das Material hineingebracht worden waren. Es traten nämlich auf, ausser weiss, abgestuft und dunkel, einerseits fast ganz schwarz gefärbte Samen (Fig. 4), andererseits purpurfarbene ohne die gewöhnliche schwarze Fleckung, aber mit vereinzelt, oft unterbrochenen, konzentrisch um den Nabel verlaufenden schwarzen Bändern oder Streifen (Fig. 3); weiter kamen sowohl abgestufte als dunkle Samen vor, welche mehr oder weniger deutlich dieselbe konzentrische Streifung zeigten, unabhängig von ihrer gewöhnlichen Fleckung. (Fig. 5 und 6.) Bei näherer Betrachtung der  $F_1$ -Samen, deren 2 Stück aufbewahrt waren, zeigte sich, dass auch diese, wie schon oben angedeutet wurde, sowohl abgestufte Fleckung als unterbrochen-konzentrische Streifung aufwiesen. (Fig. 5.)

Obgleich das Material zu klein ist, um eine Analyse durchzuführen, habe ich versucht, durch die Annahme von zwei Farbfaktoren die in der  $F_2$  erhaltenen Verhältniszahlen zu erklären.

Der stark dominante Faktor  $S$  ruft die Streifung hervor und zwar dadurch, dass er die von  $A_d$  bedingte Fleckung ganz (wenn homozygotisch) oder teilweise (wenn heterozygotisch) zu einer Streifung reduziert, in derselben Weise wie ich früher für einen gleichnamigen Faktor bei *Phaseolus vulgaris*-Formen nachgewiesen habe (TJEBBES und KOOIMAN 1919). Dieser  $S$  wirkt nicht auf  $A_u$  ein.

Ein Faktor, der mit  $B$  bezeichnet wurde, ändert die von  $A_u$  oder  $A_d$  bedingte Pigmentierung derart um, dass die Fleckung sich in kleineren Feldern über die ganze Samenhaut ausbreitet. Wenn  $S$  anwesend ist, ist die  $B$ -Färbung immer hypostatisch; nur in den  $ss$ -Formen äussert sich  $B$ .

Die bei der Spaltung in der  $F_2$  auftretenden Zahlen sind in der 5ten Tabelle neben den Zahlen abgedrückt worden, welche nach oben genannter Faktorenaufstellung zu erwarten waren. Die Übereinstimmung ist gut, nur sind etwas zu wenig Gestreift und zuviel Abgestuft entstanden. Dies findet vielleicht seine Erklärung in dem Umstande, dass die  $F_1$  aus zwei verschiedenen Typen (resp. mit  $A_u$  und mit  $A_d$ ) bestanden haben muss, welche bei Selbstbestäubung einen verschiedenen Prozentsatz Gestreift und Abgestuft ergeben, und wovon wir nicht wissen, ob sie in der  $F_1$  in gleichen Anteilen vertreten waren. Die zwei aufbewahrten  $F_1$ -Samen waren beide abgestuft und gestreift, also  $A_dA_sBb$ , es war aber natürlich nicht möglich, von den ausgesäten

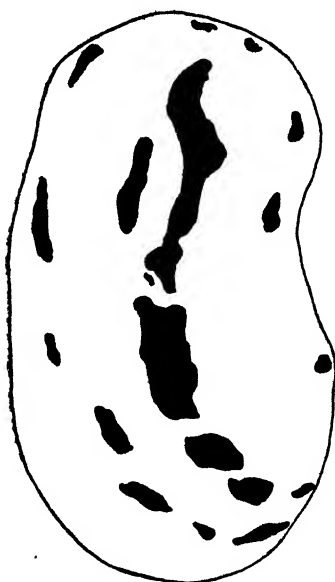


Fig. 3. Typus Gestreift.

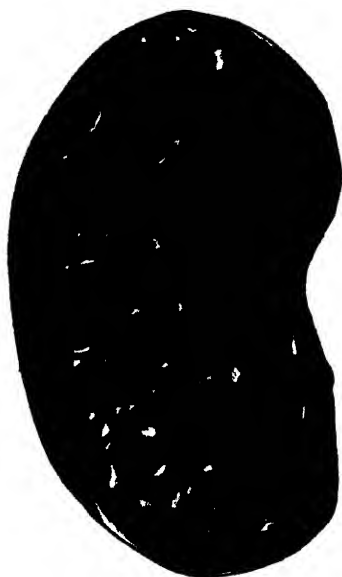


Fig. 4. Typus Schwarz.



Fig. 5. Zusammengesetzter Typus.  
Abgestuft und Gestreift.  
(Dreifache Vergrößerung; die rote Grundfarbe ist weggelassen.)



Fig. 6. Zusammengesetzter Typus.  
Dunkel und Gestreift.

nachträglich noch festzustellen, wie viele davon nur abgestuft ( $A_a a S s B b$ ) und wie viele abgestuft und gestreift waren.

**TABELLE 5.** *Zweite Generation der Kreuzung Rotblühende  $\times$  Chilenische Weiße Feuerbohne. Färbung und Zeichnung der Samenschale.*

Farbe und Zeichnung Phänotypus	Genotypen, welche diese Färbung bedingen können	Theoretisch erwartet pro 64	Gefunden auf 36	Gefunden berechnet pro 64
Weiss .....	Alle Formen mit $aa$ .....	16	9	16
Abgestuft ...	$A_a a S S$ , $A_a a S s$ mit und ohne $B$ $A_a a$ und $A_d a$ ohne $S$ und $B$ ...	14	10	17,8
Abg. mit Str.	$A_d a S s$ mit und ohne $B$ .....	8	4	7,1
Dunkel .....	$A_u A_d$ ohne $S$ und $B$ .....	1	1	1,8
Dkl. mit. Str.	$A_u A_d S s$ mit oder ohne $B$ .....	8	5	8,9
Gestreift .....	$A_d a S S$ , $A_u A_d S S$ m. und ohne $B$	8	3	5,3
Schwarz .....	Alle Formen $ss$ mit $B$ .....	9	4	7,1
		64	36	64,0

Aus räumlichen Rücksichten konnten nur eine sehr beschränkte Zahl von  $F_3$ -Familien gezogen werden. Auch war die Fertilität in allen Klassen stark beeinträchtigt. Es wurden hauptsächlich von den Pflanzen mit nur gestreiften und von denjenigen mit schwarzen Samen  $F_3$ -Familien studiert.

1923—55 Mutterpflanze gestreift. Res. 4 weiss, 11 gestreift;

» 61 » » » 0 » 5 » 2 abgestuft;  
» 63 » » » 0 » 8 » 2 » .

Es stimmt mit der Theorie, dass keine dunkle, keine schwarze und keine mit Fleckung und Streifung auftraten. Nr. 55 hat wahrscheinlich eine Mutter mit der Formel  $A_d a S S$  gehabt, die anderen  $A_u A_d S S$ .

1923—82 Mutterpfl. schwarz. Res. 7 weiss, 17 schwarz; "

» 83 » » » 0 » 4 » ; 1 abg.;  
» 86 » » » 3 » 6 » ; 2 » ; 1 dunk.;  
» 87 » » » 0 » 4 » ; 0 » ; 2 » .

Theoretisch können aus schwarz nie gestreifte oder geflecktgestreifte vorkommen, übrigens ungefähr alle Kombinationen mit oder ohne weiss. Es muss hier noch mitgeteilt werden, dass die als schwarz

beschriebene Zeichnung gar nicht homogen schwarz darstellt, sondern eine Art Auswaschung der Fleckung, so dass die Flecken weniger intensiv gefärbt sind, dazu kleiner aber sehr viel zahlreicher sind, und dabei oft zusammenfließen. Die purpurne Grundfarbe der Samenschale ist aber überall in Form äusserst kleiner offener Stellen wahrzunehmen. Auch breitet die »schwarze« Zeichnung sich nicht immer über die ganze Samenhaut aus, so dass ein kleiner Teil derselben ungefärbt bleibt. In einiger Entfernung ist aber der Gesamteindruck bläulich-schwarz bei frischen und braunschwarz bei alten Samen.

Bei den Pflanzen mit nur gestreiften Samen kommt bisweilen eine vegetative Abänderung in dem Sinne vor, dass die Schoten eines Sektors der Pflanze anstatt gestreifter sehr dunkelgefleckte Samen enthalten von einer Zeichnung, welche sonst nie auftritt. Die Flecken sind gross, oft mehr oder weniger rautenförmig, breiten sich über die ganze Samenschale aus und sind sehr intensiv schwarz pigmentiert. (Fig. 7).

Wenn man diese Samen apart aussät, ist die Nachkommenschaft ganz dieselbe, als ob man gewöhnliche gestreifte Samen gesät hätte. Nach aller Wahrscheinlichkeit liegt hier also ein Fall periklinal-sektorialer Chimäre von ganz derselben Art vor als wie vom Autor bei den Prager Buschbohnen gefunden und vor einigen Jahren publiziert worden ist (TJEBBES 1923).



Fig. 7. Abweichender Typus. Sektorial entstanden an Gestreift. (Dreifache Vergrösserung.)

## ZUSAMMENFASSUNG.

1. Die Zeichnung der Rotblühenden Feuerbohnenrasse, welche untersucht wurde, wird bedingt durch eine allelomorphe Serie  $A_d > A_u > a$ . Die von  $A_d$  und  $A_u$  bedingten Zeichnungen sind nur wenig verschieden, die Heterozygoten von beiden ( $A_d a$  und  $A_u a$ ) sind untereinander phänotypisch gleich und gleich  $A_u^2$ .

2. Die Homozygoten von  $A_u$  sind beinahe ganz, die von  $A_d$  in

starkem Masstabe selbststeril. Die gewöhnliche Ware von Rothl. Feuerbohne besteht immer zum grössten Teil aus  $A_a A_a$ , so dass die  $F_1$  der Kreuzung mit  $a^2$  der Hauptsache nach aus zwei verschiedenen Genotypen besteht.

3. Die in der ersten Kreuzung verwendete Weisse Langschotige Form hat keine Faktoren, die auf  $A_a$  und  $A_a$  Einflüsse ausüben.

4. Die in der zweiten Kreuzung benutzte Weisse Chilenische Form besitzt dagegen einen dominanten Faktor  $S$ , der nur auf  $A_a$  wirkt und die Fleckung ganz ( $SS$ ) oder teilweise ( $Ss$ ) in eine konzentrische Streifung verwandelt; und einen Faktor  $B$ , der bei Abwesenheit von  $S$  die  $A$ -Zeichnung zu einem gleichmässigen Schwarz ausdehnt.

Hilleshög bei Landskrona, Schweden, Juli 1925.

#### ZITIERTE LITERATUR.

1. HOFFMANN. 1916. Botanische Zeitung, 74, S. 273.
2. KÖRNICKE, FR. 1889. Berichte der niederrheinischen Ges. Naturk. (Zitiert in FRUWIRTH'S Handbuch, IV, S. 181.)
3. TJEBBES, K. 1923. Ganzfarbige Samen bei gefleckten Bohnenrassen. Berichte der D. Bot. Gesellsch., XLI, S. 217.
4. — en KOOIMAN, H. N. 1919. Erfelykheidsonderzoekingen by Boonen I, Genetica I, S. 325.
5. TSCHERMAK, E. v. 1901. Weitere Beiträge über Verschiedenartigkeit der Merkmale bei der Kreuzung von Erbsen und Bohnen. Ztschr. f. d. landw. Versuchswesen in Oesterreich, S. 69.
6. — 1904. Weitere Kreuzungsstudien an Erbsen, Levkojen und Bohnen. Ibid. 1904. S. 52.

# SUR LA PERSISTANCE D'UN TYPE CRANIEN DEPUIS L'ÂGE DE PIERRE JUSQU'À NOS JOURS DANS UNE CONTRÉE SUÉDOISE

PAR *L. RIBBING*  
STOCKHOLM

---

DANS son mémoire »Zur Kraniologie der schwedischen Steinzeit» FÜRST (1912) a montré, que le type crânien, dit de Borreby, que nous connaissons du Danemark, aussi a joué un rôle dans la formation des habitants de la province de Scanie. On trouve des types, qui indubitablement sont les résultats d'un mélange de ce type avec un autre. Mais on trouve aussi des crânes, où le type est plus accusé et qui ne montrent guère des traces de mélange. Le meilleur représentant de ce type est un crâne de l'âge de pierre, trouvé dans la commune de Hvellinge. C'est le crâne d'un homme de 40 ans. Dans son mémoire FÜRST en a donné les mesures. Il indique, que le musée d'anatomie de Lund possède un crâne du premier âge de fer, provenant de la même commune, qui rappelle très fidèlement le crâne nommé de l'âge de pierre. En Danemark on voit souvent chez les crânes des vivants le type de Borreby plus ou moins accusé, des fois si caractéristique, qu'il rappelle vivement le type de Néanderthal. En Suède, au contraire, ces types sont très rares; dans la Scanie on les trouve parfois.

Cependant j'ai trouvé chez un collègue, dont la famille demeure depuis plus de 200 ans près de Hvellinge, un type crânien de Borreby accusé. Chez un autre monsieur de la même commune j'ai trouvé un crâne, où le type est indubitable quoique moins accusé. Cela nous montre le fait intéressant, que le même type s'est préservé dans cette contrée depuis l'âge de pierre jusqu'à nos jours. Plus tard j'espère pouvoir faire des recherches sur la place même pour voir dans quelle proportion le type se montre.

Je donne ici les mesures crâniennes et les photographies du crâne de l'âge de pierre, qu'on trouve dans le mémoire de FÜRST et les mesures et les photographies du crâne de l'âge de fer, que le professeur FÜRST a eu la bonté de mettre à ma disposition. Je donne aussi quel-

ques mesures, prises sur la tête du monsieur du type plus pur et la radiographie de son crâne. Ce monsieur est d'une longueur un peu au dessus de 173 cm. Ses cheveux sont blonds, d'une nuance un peu



Fig. 1. Le crâne de l'âge de pierre.

incertaine et ne montrent pas la nuance caractéristique du dolicho-céphale blond, rappelant la couleur du blé mûr. Sa tête est plutôt grande. C'est une personne intelligente d'une culture distinguée.

	Crâne de l'âge de pierre	Crâne de l'âge de fer
Capacité .....	1670	1490
Longueur du crâne .....	188	180

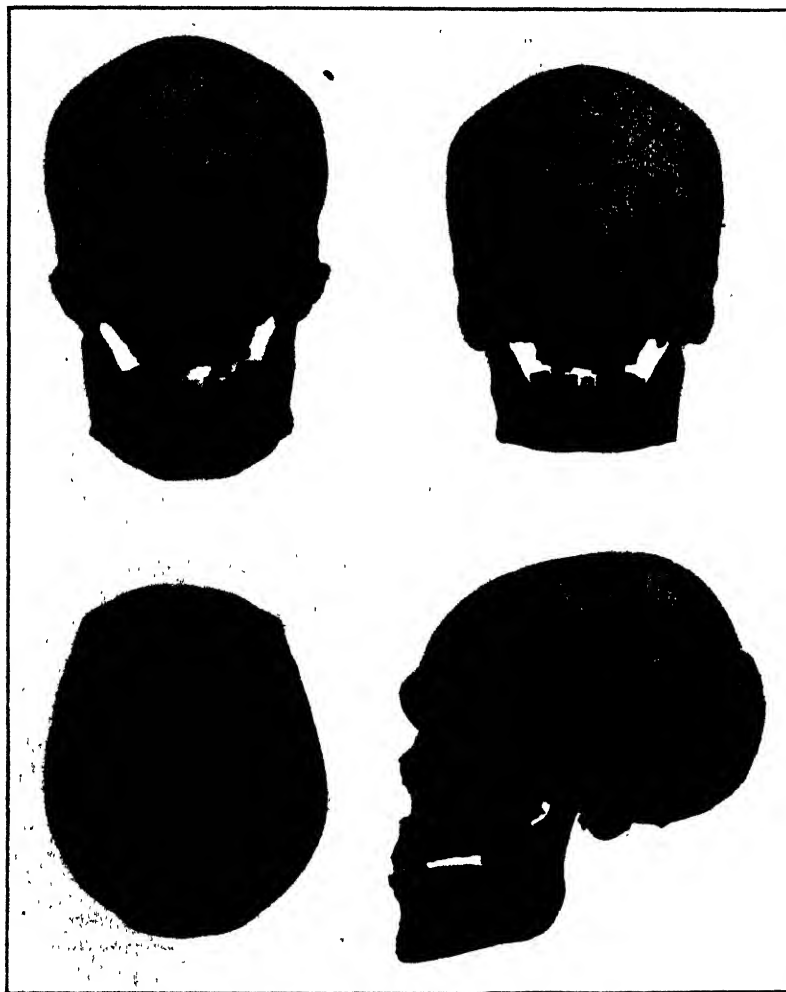


Fig. 2. Le crâne de l'âge de fer.

Longueur	Glabella-inion .....	181	172
"	Nasion-inion .....	178	162
"	Nasion-bregma .....	114	105
"	Bregma-inion .....	160	152
Largeur du crâne .....		149	137



	Crâne de l'âge de pierre	Crâne de l'âge de fer
Largeur antérieure du frontal .....	98	93
Largeur postérieure du frontal .....	(116)	112
Hauteur basio-parietale .....	142	137
Hauteur basion-bregma .....	138	135
Longueur Basion-nasion .....	108	98

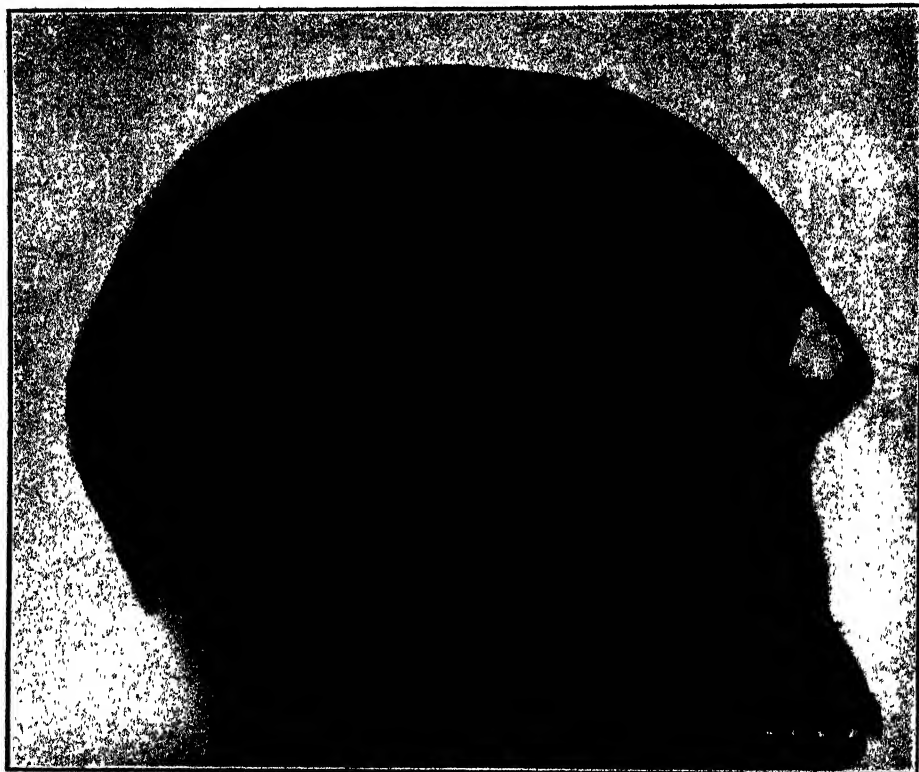


Fig. 3. Le crâne moderne (radiographie).

Hauteur, prise du trou auditif .....	123	115
Hauteur (SCHWALBE) .....	112	101
Circonférence horizontale .....	547	508
Circ. sagittale, nasion-bregma .....	127	122
» » nasion-lambda .....	263	228
» » nasion-inion .....	337	325
» » nasion-opistion .....	380	369
» transversale .....	326	310

Indice crânial .....	79,3	76
Hauteur du visage .....	(111)	118
Nasion-point alvéolaire .....	( 73)	72
Largeur bizygomatique .....	(136)	(130)
Largeur maxillaire (VIRCHOW) .....	(106)	96
Hauteur du nez .....	( 60)	47
Largeur du trou nasal .....	( 21)	22
Hauteur de l'orbite .....	31	33
Largeur » » .....	43	(38) 36
Longueur palatale .....	—	58
Largeur » » .....	—	43
Longueur basio-alvéolaire .....	104	106
Largeur interorbitale .....	( 26)	25
Largeur orbitale du visage (SCHWALBE) .....	(108)	96
Angle faciale (pris avec le goniometre) ( 88°)		77°
La mâchoire inférieure:		
Largeur entre les condyles .....	(135)	117
Largeur bigoniaque .....	(105)	95
Hauteur mento-alvéolaire .....	35	37
Hauteur des branches .....	67	(77) 73
Largeur » » .....	34	(43) 39
Angle de la mâchoire .....	110°	111°

La mandibule du crâne de l'âge de fer présente un torus mandibularis assez accusé.

Par la capacité comme par les mesures nous voyons, que le crâne de l'âge de pierre est plus grand. Les visages pourtant sont de la même longueur; mais le crâne plus vieux paraît avoir eu une largeur bizygomatique plus grande, une mesure qui cependant varie beaucoup. Les photographies nous montrent clairement, que les deux crânes sont du même type ethnique, un fait qui n'est pas contredit par les mesures.

J'ajoute ici quelques mesures, que j'ai prises sur la tête de mon collègue.

Longueur de la tête .....	209
Largeur » » » .....	157
Indice crânial .....	75,1
Hauteur du visage .....	118
Nasion-point alvéolaire .....	74
Largeur bizygomatique .....	146

Hauteur du nez .....	47
Largeur bigoniaque .....	108

Chez lui la forme de la boîte crânienne diffère de celle de crânes en étant plus allongée. La hauteur du visage et du nez est la même que chez le crâne de l'âge de fer, pendant que les largeurs bizygomatique et bigoniaque sont presque les mêmes que chez le crâne le plus vieux. La radiographie de son crâne nous montre un profil, rappelant au plus haut degré les profils des deux crânes. Les arcus superciliares sont très développés.

Ainsi ces deux crânes comme la tête moderne nous montrent, que le même type ethnique s'est conservé dans une petite partie de la Scanie depuis l'âge de pierre jusqu'à nos jours.

#### LITTÉRATURE CITÉE.

- FURST, C. M. 1912. Zur Kraniologie der schwedischen Steinzeit. K. Sv. Vet. Akad. Handl. Bd. 49, Nr. 1.

# CONTRIBUTIONS TO THE GENETICS OF BARLEY

## I: TYPE OF SPIKE, NAKEDNESS AND HEIGHT OF PLANT

BY HANS AND OLOF TEDIN  
SVALÖF AND ÅKARP

---

IN 1921 a cross was made, by H. TEDIN, between the two-rowed pure line sort *Prinsess* barley and a line from a mixed sort of naked six-rowed barley. The  $F_2$ -plants were classified, by H. TEDIN, in 6-rowed, *intermedium* and 2-rowed and in trapped and naked. The seeds of all  $F_2$ -plants were sown in 1924, and when studying the material in the field we made some observations, which seemed to indicate that a theoretical analysis of the cross might give results of some interest. Thus all  $F_3$ -plants were classified — by us both — with regard to type of spike and trapping of kernels, the height of all undamaged plants was also measured. The mathematical treatment of the results was made by O. TEDIN, who also stands for the discussion of the facts.

As the work originally was not planned as a theoretical investigation the results are somewhat fragmentary. The plant height in  $F_2$ , for instance, was not measured, and no plots of parent lines were cultivated for comparison with  $F_3$ . These facts, however, are of no real importance for the explanation of the results in  $F_3$ . Far more invalidating is the small number of individuals in most  $F_3$ -families, which makes it impossible to use statistical methods for the separate  $F_3$ -families. For this reason the results obtained cannot be said to give full proof of the hypotheses. It seemed to us, however, that they were of interest enough to be published already now, since a renewed investigation requests long time.

### TYPE OF SPIKE.

With regard to type of spike we have found a simple, monohybrid segregation. There has never been difficulties in distinguishing the 6-rowed plants, but in classifying the other in typical 2-rowed and *intermedium* mistakes may be made, though surely few and of no real importance. If the palæ of the lateral florets have rounded tips,

we classify the plant as a homozygote (fig. 1 c). In such plants the lateral florets may be somewhat inflated, but there are never kernels in



Det P. A. Olsson

Fig. 1. Different types of lateral florets. a and b: *intermedium*, c: a somewhat inflated 2-rowed.

them in our material and they always have proved constant. When the palae are more or less pointed the plant has been classified as a heterozygote (fig. 1 a, b) and has always segregated in  $F_2$ . In  $F_2$  there are three distinct groups of families, viz. constant 6-rowed or 2-rowed and families segregating in all 3 types. No families segregating in typical 2-rowed and *intermedium* are observed. The numbers of families in the three groups are:

	constant 2-rowed	segregating	constant 6-rowed
	80	119	80
pro 4	1,15	1,70	1,15
$D/m_k$	$0,15/0,10 = 1,5$	$0,30/0,12 = 2,5$	$0,15/0,10 = 1,5$

The cause of the deficiency in the segregating families we do not know, nor do we have any hypothesis to explain it.

The 119 segregating families consist in all of 4549 individuals, segregating in the following way:

	2-rowed	<i>intermedium</i>	6-rowed
	1212	2292	1045
pro 4	1,07	2,01	0,92
$D/m_k$	$0,07/0,026 = 2,7$	$0,01/0,029 = 0,3$	$0,08/0,026 = 3,1$

To save space the individual results are not tabulated here. In order to show that the deviations from the expected values in the homozygotes are not caused by one or a few exceptional families, we have tabulated the  $D/m_k$  for the three types in all families with more than 25 individuals (table 1) and this table shows a tendency for deficiency in 6-rowed and surplus in 2-rowed throughout the material.

We have no definite hypothesis to explain the deficiency in 6-rowed. Perhaps they have been less vigorous than the other types, but then this difference in vigor must be due to special conditions in

1924, as the number of constant 6-rowed  $F_3$ -families shows that in  $F_2$  1923 there has been no deficiency in 6-rowed. The fact that the super-numerary 2-rowed plants just equal in number the deficiency in number of 6-rowed plants might indicate an elimination of »6-rowed gametes» in either sex. However, the classification in homozygous and heterozygous 2-rowed plants is not reliable enough to allow such conclusions. It seems, however, that the segregation as to type of spike might be disturbed to a certain extent, and in the future we will try to find the causes of the disturbances.

TABLE 1. Values of  $D/m_k$  for the different types of spike in families with more than 25 individuals.

Type of spike	Number of families with $D/m_k$													
	Difference negative						0	Difference positive						
	2,5—3,0	2,0—2,5	1,5—2,0	1,0—1,5	0,5—1,0	0,0—0,5		0,0—0,5	0,5—1,0	1,0—1,5	1,5—2,0	2,0—2,5	2,5—3,0	3,0—3,5
2-rowed .....	0	0	2	5	8	14	4	19	15	8	2	3	1	1
intermedium .....	1	0	4	6	18	10	3	11	17	7	4	0	1	0
6-rowed .....	0	1	9	11	13	19	2	8	12	4	2	1	0	0

The results obtained clearly indicate monohybrid segregation in type of spike. Thus we must agree with ENGLEDOW (1920) and KAJANUS (1924) in their interpretations, but cannot confirm the view of v. UBISCH (1917, 1919, 1923) that there should be 2 factors for 2-rowedness. One of them,  $Z$ , should give rise to the clear difference between 6-rowed and the two other types,  $zz$ -plants being 6-rowed, while both  $Zz$ - and  $ZZ$ -plants should represent more or less *intermedium* types. Then another factor,  $W$ , of no effect together with  $zz$ , should give the typical 2-rowed barley, whose constitution after this theory should be  $ZZWW$ . If this theory is correct there must occur families in  $F_3$  which segregate in 2-rowed and *intermedium*. As no such families are found in the cross here described the theory does not fit this case.

There may, however, be some explanation to the difference between the theory of v. UBISCH and that of other writers. It might be, that most 6-rowed lines are  $zzWW$ , and that only v. UBISCH has found  $zzww$ -lines. This, however, seems somewhat improbable. It seems more probable that the differences in the interpretation of the results are caused by different methods of classification. We have classified

all plants with rounded-tipped palæ of lateral florets as 2-rowed. Now in her first paper (1917, fig. 2, Reihe 1, 3 pag. 126) v. UBISCH gives a figure that indicates, that even types with distinctly round-tipped palæ of lateral florets may have been counted as »2- bis 2—8-zeilig», i. e. as more or less intermediate. Now within the typical 2-rowed segregates in our cross there are great differences in the development of lateral

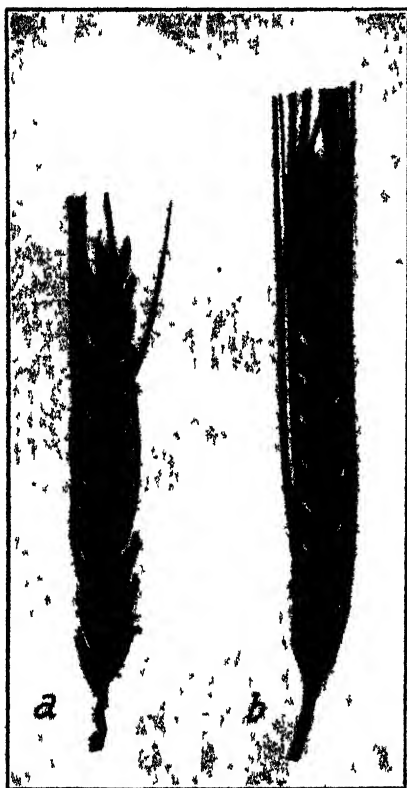


Fig. 2. a: *subdeficiens*, b typical 2-rowed.

florets, and we have even found it possible to distinguish a certain type, by us called *subdeficiens* (fig. 2 a) with strongly reduced palæ of the lateral florets, probably identical with v. UBISCH's *decipiens*. In 31 of the 199 families, in which 2-rowed plants occurred, these were pure *subdeficiens*. This corresponds to 0,62 in 4 and  $D/m_k$  is  $0,38/0,12 = 3,2$ . The agreement with expectation in case of monohybrid segregation is bad. We think it none the less very probable that the difference between typical 2-rowed and *subdeficiens* is caused by one factor, *T*. *TT* is typical 2-rowed with rather great lateral florets, *tt* is *subdeficiens*, *Tt* is somewhat intermediate, but more resembling *TT*. This view is strongly supported by the result of another cross, between two pure lines, one of the *Prinsess*- and one of the *subdeficiens*-type. This cross segregated in  $F_2$  in 451 *Prinsess* and heterozygotes and 139 *subdeficiens*, corresponding to 3,06 : 0,94;  $D/m_k = 0,06/0,07 = 0,86$ . The classifi-

cation of this latter cross was made *after* the work with the other cross, when we had gained more experience in classifying the two types, and probably the low number of *tt*-families in the first cross only depends upon errors in classification.

There are, however, still several factors, modifying the development of the lateral florets within the typical 2-rowed (*ZZTT*) group. And evidently the *W* of v. UBISCH is one of those, *WW* depressing

the development of the lateral florets. If now plants with a somewhat stronger development of those florets are classified as *intermedium* it is evident, that we will need at least 2 factors for 2-rowedness; if, on the contrary, they are classified as 2-rowed, only one factor is necessary for the development of this character. It seems very probable, thus, that the real cause of the different opinions of v. UBISCH and other authors is, as said before, different methods of classification. The question which of these methods of classification is the best one, is then mainly a matter of taste. It seems to us, however, that it is best to confine the name *intermedium* only to those heterozygotes which give rise to 6-rowed plants in their progeny, and to classify all other 2-rowed types as pure 2-rowed, giving eventual lines with occasional fertility in lateral florets altogether new names — if names at all are to be given the numerous combinations possible. If this is done, the problem of the inheritance of type of spike in barley is not a question of determining the number of factors constituting the difference between 2-rowed and 6-rowed, but a question of determining the number of genotypically different 2-rowed barley types.

### NAKED OR TRAPPED KERNELS.

The segregation in our cross confirms the view of previous authors that one factor constitutes the difference between naked (*ss*) and trapped (*SS* or *Ss*) seed, and, further, that this factor segregates independently of *Z*. The results in  $F_2$ , determined on the behavior of  $F_3$ -families, and in  $F_3$  is:

	<i>ZS</i>	<i>Zs</i>	<i>zS</i>	<i>zs</i>
$F_2$	154	45	64	16
pro 16	8,83	2,58	3,67	0,92
$D/m_k$	$0,17/0,48 = 0,4$	$0,42/0,37 = 1,1$	$0,67/0,37 = 1,8$	$0,08/0,22 = 0,4$
$F_3$	1207	462	366	122
pro 16	8,95	3,43	2,71	0,91
$D/m_k$	$0,05/0,17 = 0,3$	$0,43/0,13 = 3,3$	$0,29/0,13 = 2,2$	$0,09/0,08 = 1,1$

In trapped: naked the segregation in  $F_3$  is 2,96 : 1,04 and  $D/m_k = 0,04/0,023 = 1,7$ . Among the 6-rowed plants the segregation is exactly 3 : 1 and the deficiency in both 6-rowed groups evidently is due to the deficiency in *zz*, found in this cross. Why all the supernumerary 'naked plants' are *ZZ* or *Zz*, and why therefore the *Zs* group is too large remains unexplained. The numbers, however, do not show any sign of linkage between *Z* and *S*.



## HEIGHT OF PLANTS.

Already at an early stage of the examination of the material it became evident, that a correlation between type of spike and height of plant existed. In the first investigated families, segregating in *Z* (in the following called »segregating families»), there was a marked difference between the middle height of 2-rowed and of 6-rowed plants. And this difference proved to be regular, the 2-rowed plants in most of the segregating families being on an average about 10 cm. higher than the 6-rowed plants in the same family. If all segregating families (except five small ones where, for different reasons, the plant height was not measured) are taken together, the middle height of the 2-rowed plants is  $115,2 \pm 0,35$  cm., that of 6-rowed plants is  $106,3 \pm 0,39$  cm., thus the difference is  $9,2 \pm 0,52$  cm. Further, the average middle height of the *ZZ*-families is about 10 cm. more than the average middle height of the *zz*-families. The middle heights of the constant families are tabulated in table 2.

TABLE 2. *Middle height of plants in constant 2-rowed and 6-rowed families.*

Group of families	Number of families with middle plant height in cm										Total number of families	Average middle height
	85,1—90,0	90,1—95,0	95,1—100,0	100,1—105,0	105,1—110,0	110,1—115,0	115,1—120,0	120,1—125,0	125,1—130,0	130,1—135,0		
2-rowed .....	—	—	2	3	15	15	18	15	11	1	80	$116,1 \pm 0,88$
6-rowed .....	6	7	6	16	18	16	5	6	—	—	80	$105,1 \pm 1,04$

Now this correlation between type of spike and plant height probably is not a case of pleiotropy but is due to linkage between *Z* and a factor for height, *H*. As is seen from table 3 the *zz*-plants in some segregating families are on an average somewhat higher than the *ZZ*-plants.

Unfortunately, the number of individuals in most *F*<sub>2</sub>-families is rather small and in such families it is possible, that the relation between 2-rowed and 6-rowed may be so strongly modified, that the latter are somewhat higher than the former. In two families, however, it may be proved, that there is no correlation at all between type of spike and height of plant. In one family — no. 461 — the middle height

of 43 ZZ-individuals is  $121,8 \pm 1,74$  cm., of 33 zz-plants in the same family it is  $122,8 \pm 1,01$  cm. and thus the difference —  $1,0 \pm 2,01$  cm. In another family — no. 653 — the middle height of 23 ZZ-plants is  $120,5 \pm 2,01$  and of 19 zz-plants it is  $123,3 \pm 1,82$ , the difference thus —  $2,8 \pm 2,71$  cm. It seems quite improbable that both these cases should be modifications only, but we think it most probable, that in these families the correlation between type of spike and height of plant is genotypically broken. Then this correlation must be due to genetic coupling, and the families mentioned are progenies of  $ZzHH$  or  $Zzh\bar{h}$   $F_2$ -plants, originating from crossing-overs in  $F_1$ -gametes.

TABLE 3. *The difference in middle height between 2-rowed and 6-rowed plants in segregating families.*

Number of families with difference in cm						
6-rowed higher than 2-rowed		2-rowed higher than 6-rowed				
5,1—10,0	0,1—5,0	0,1—5,0	5,1—10,0	10,1—15,0	15,1—20,0	20,1—25,0
2	10	23	28	28	19	4

Another fact concerning the plant height is of great interest, viz. the different relations between height of ZZ- and Zz-plants in different groups of  $F_3$ -families. If it be taken for granted, that the correlation between type of spike and height of plants is due to linkage between two factors,  $Z$  and  $H$ , then the  $F_3$ -families may be divided in 2 or, better, in 3 groups, viz. 1) those, where the correlation is still marked, and which consequently descend from  $\frac{ZH}{zh}$ -plants, 2) those, where the correlation probably is broken, or reverted, descending from  $ZzH\bar{H}$ -,  $Zzh\bar{h}$ - or  $\frac{Zh}{zH}$ -plants, 3) those, that cannot with any degree of certainty be classified in either group. In group 1) we have classified all families with ZZ-plants on an average more than 5 cm. higher than zz-plants, in group 2) families with zz-plants on an average higher than ZZ-plants, and in group 3) the families with ZZ-plants on an average 0,1—5,0 cm. higher than zz-plants.

In group 1) there are 79 families, in group 2) 12 families and in group 3) 23 families (see table 3). Probably most of the families classified in group 3) belong to group 1), and then the correlation is broken in 15—20 families. This indicates a linkage relation of 10—15 : 1 and then

only 1 out of 20—30 of the families in group 2) should descend from  $Zh$   $zh$ -plants and show reverted correlation. Those families, however, are of no important influence upon the mean of all families in group 2), taken together as one single family. The group may be considered as consisting only of  $ZzHH$ - or  $Zzhh$ -families. The height of  $ZZ$ -,  $Zz$ - and  $zz$ -plants in the different groups is tabulated in table 4.

In group 1) the difference between  $ZZ$ - and  $zz$ -plants is  $11,6 \pm 0,58$  cm. and in all families in this group the  $Zz$ -plants are on an average higher than the  $zz$ -plants. In 51 out of 79 families in this group, however, the  $Zz$ -plants are on an average lower than the  $ZZ$ -plants, and for the whole group the  $ZZ$ -plants are  $2,0 \pm 0,48$  higher than the  $Zz$ -plants.  $D/m_D$  being 4,2, this difference must be considered as sufficiently proved.

TABLE 4. *Height of plants of different constitutions in different groups of families.*

Group of families	Constitution of plants	Number of plants with height in cm																		Total number of plants	Middle height		
																					M	σ	m
		61—65	66—70	71—75	76—80	81—85	86—90	91—95	96—100	101—105	106—110	111—115	116—120	121—125	126—130	131—135	136—140	141—145	146—150				
1	ZZ	—	—	—	1	1	5	20	39	66	108	155	146	136	89	63	24	9	1	863	116,3	11,0	0,38
»	Zz	—	—	1	1	11	22	53	98	164	250	244	257	206	146	114	44	9	—	1620	114,3	11,8	0,29
»	zz	—	—	—	9	28	53	77	113	104	116	82	82	51	21	10	2	—	—	748	104,7	12,2	0,45
2	ZZ	1	—	—	1	2	2	8	7	12	20	18	11	24	21	7	2	—	—	136	113,4	13,5	1,15
»	Zz	1	1	—	—	—	1	2	14	22	17	37	37	41	49	25	9	3	—	259	118,2	12,1	0,75
»	zz	—	—	—	—	1	—	3	5	9	12	16	15	25	14	4	2	—	—	106	115,8	10,7	1,04
3	ZZ	—	—	—	1	5	4	17	19	17	18	24	30	30	18	11	5	1	1	201	112,3	13,9	0,98
»	Zz	1	1	—	—	7	13	23	41	39	39	49	52	42	37	21	12	4	1	382	112,0	14,2	0,73
»	zz	—	—	—	—	2	16	18	21	17	20	35	24	18	6	4	1	—	—	182	107,5	12,3	0,91

In group 2), however, the  $Zz$ -plants are on an average higher than both  $ZZ$ - and  $zz$ -plants in 11 families out of 12, the 12th family consists of only 11 individuals in all. In the whole group the difference between  $Zz$  and  $ZZ$  is  $4,8 \pm 1,37$  and between  $Zz$  and  $zz$   $2,4 \pm 1,28$ . The former difference is comparatively sure,  $D/m_D$  being 3,5, the latter, however, is uncertain, as  $D/m_D$  is only 1,9.

In group 1) the  $Zz$ -plants were  $2,0 \pm 0,48$  cm lower than  $ZZ$ -plants,

in group 2) they were  $4.8 \pm 1.37$  cm. higher. The difference between the two differences is  $6.8 \pm 1.46$  and  $D_{\text{diff}}/m_{D_{\text{diff}}}$  is 4.7. Thus it is proved, that the relation between ZZ- and Zz-plants is not the same in the two groups. And if the relation between Zz and the highest homozygote in each group is considered, we note that in group 1) Zz was  $2.0 \pm 0.48$  lower than ZZ, but in group 2) they are  $2.4 \pm 1.28$  higher than zz. The difference between those two differences is  $4.4 \pm 1.37$  and  $D_{\text{diff}}/m_{D_{\text{diff}}}$  is 3.2. Thus it is, even if not definitely proved, at least very probable that when in group 1) the Zz-plants are lower than the highest homozygote, these same plants in group 2) are higher than either homozygote. This different relation between Zz and the homozygotes in the both groups seems to us strongly to indicate a real difference between the two groups and then indirectly the theory of linkage between Z and a factor for height. If the different relation of ZZ to zz in the families in group 2), as compared with the majority of the families, should be a mere modification it seems improbable that Zz-plants should be + modified just in the same families as zz-plants. The relations in plant height are intermediate in group 3) consisting of families of both types, as is to be expected.

The perhaps most interesting result of the investigation is the fact that when the disturbing effect of *H* is eliminated Zz-plants are higher than both ZZ- and zz-plants. In the majority of the segregating  $F_2$ -families most of the Zz-plants are *Hh*, most of the ZZ are *HH*. Evidently *Hh*-plants are considerably lower than *HH*-plants, the decrease in height caused by the heterozygosity in this factor is greater than the increase caused by Zz over ZZ. But in the families where *H* is homozygous, *HH* or *hh*, the »stimulating» effect of Zz against ZZ or zz is evident. Thus in this case the »stimulating» effect of heterozygosity can be demonstrated in a single pair of factors. The question whether this effect shall be explained as a specific effect of heterozygosity or by linkage between Z and z and minor factors for plant height shall not be discussed in this paper.

## SUMMARY.

1. The difference between 2-rowed type and 6-rowed type is constituted by 1 factor only. An attempt is made to explain the different interpretation of v. UBISCH, who has a bifactorial scheme, by different methods of classification.

2. Within the 2-rowed type there is monohybrid segregation in a type with rather large, well-developed palæ of the lateral florets and

another type with more reduced lateral florets, here called *subdeficiens*.

3. Trapped — naked grains show monohybrid segregation independent of the segregation in type of spike.

4. There is a marked correlation between type of spike and height of plant, the 2-rowed type being on an average about 10 cm. higher than the 6-rowed type. It is showed, that this correlation most probably is due to linkage between the factor for 2-rowedness and a plant height factor.

5. In most segregating  $F_2$ -families the *intermedium* plants are higher than the 6-rowed plants, but somewhat lower than the 2-rowed plants. In those families, however, where the linkage between height and type of spike is broken, the *intermedium* plants are on an average higher than both the homozygous types. Thus it seems safe to assume, that heterozygosity in the factor for 2-rowedness has a marked »stimulating» effect, the precise nature of which, however, is left undiscussed.

Svalöf and Åkarp, June 1925.

#### LITERATURE CITED.

1. ENGLENDOW, F. L. 1920. Inheritance in barley. I. The lateral florets and the rachilla. — Journ. of Genetics X, pag. 93—108.
2. KAJANUS, B. und BERG, S. O. 1924. Kreuzungsstudien an Gerste. Hereditas V, pag. 287—297.
3. UBISCH, G. v. 1917. Beitrag zu einer Faktorenanalyse von Gerste. — Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererb.-Lehre, Bd. 17, pag. 120—152.
4. — 1919. II. Beitrag zu einer Faktorenanalyse von Gerste. — Ibid. Bd. 20, pag. 65—117.
5. — 1923. IV. Beitrag zu einer Faktorenanalyse von Gerste. — Ber. der deutsch. botan. Gesellschaft. Bd. 41, pag. 79—84.

# DIE BEDEUTUNG DER TONHÖHENUNTERSCHIEDSEMPFINDLICHKEIT FÜR DIE MUSIKALITÄT UND IHR VERHALTEN BEI DER VERERBUNG

VON FRIDTJOF MJÖEN

WINDEREN LABORATORIUM, OSLO, NORWEGEN

---

## ZUR TONPSYCHOLOGIE.

WENN Schallwellen an das Ohr gelangen, wird das Trommelfell in Schwingungen versetzt. Es fungiert als resonnierende Membran des Hörapparates. Die Schwingungen werden durch Vermittelung der drei Gehörknöchel des mittleren Ohres (Hammer, Ambos und Steigbügel) und des Labyrinthwassers des inneren Ohres auf die Basilarmembran und das mit ihr verbundene Cortische Organ übertragen, und man nimmt an, dass die Schwingungen des Cortischen Organs nun als spezifischer Reiz auf das Protoplasma der Hörzellen wirken, und dass dieser Reiz durch die respektiven Nervenfasern auf das Gehirn übertragen wird, wo die Gehörempfindung ausgelöst wird.

HELMHOLTZ (1896) fasst die Basilarmembran als ein System von unzähligen, nebeneinanderliegenden, radiär verlaufenden gespannten Saiten auf. Jede dieser Saiten ist auf eine bestimmte Tonhöhe abgestimmt. Ein erregender Ton wird dann immer diejenige Stelle der Membran in Mitschwingung versetzen, deren Fasern auf die entsprechende Schwingungszahl abgestimmt sind. Gelangt nicht nur ein einfacher Ton sondern ein Klang an das Ohr, so werden die den Partialtönen des Klanges entsprechenden Zonen der Basilarmembran in Mitschwingung versetzt. (Klanganalyse). In der Basilarmembran findet also eine Zerlegung des Klanges in seine Einzeltöne statt. Die dadurch entstandenen einzelnen Tonreize gelangen getrennt in das Gehirn. Hier werden die einzelnen Tonreize zu einer einheitlichen Wahrnehmung kombiniert.

Diese Resonnanzhypothese von HELMHOLTZ ist mehrfach angefochten worden. Es gibt verschiedene Hörtheorien. Definitiv gelöst ist das Problem noch nicht. Die HELMHOLTZ'sche Auffassung ist jedoch einleuchtend genug, um ein klares Bild des ganzen physikalisch-

physiologisch-psychischen Prozesses zu geben, der die Grundlage für das musikalische Empfinden bildet.

## DIE TONHÖHENUNTERSCHIEDSEMPFINDLICHKEIT (U.-E.).

Wenn eine Versuchsperson bei zwei nacheinander gegebenen Tönen von verschiedener Schwingungszahl beurteilen soll, ob ihr die Töne gleich oder ungleich erscheinen, so wird sie diese als ungleich beurteilen, sobald der Unterschied der Töne grösser ist als die Unterschiedsschwelle.

Die Grösse der Unterschiedsschwelle ist innerhalb der Tonregion sehr variabel. So haben Versuche, die DELEZENNE mit Metallsaiten, später PREYER und andere Autoren mit Stimmgabeln anstellten, ergeben, dass innerhalb der mittleren Oktave eine Tonhöhendifferenz zwischen einer viertel und einer halben Schwingung noch bemerkt werden kann, und dass die U.-E. mit wachsender Annäherung an die untere und obere Hörgrenze erheblich abnimmt.

Das hier angeführte Ergebnis gilt jedoch nur für diejenigen, die eine ausgeprägt feine U.-E. besitzen. Als Beispiel dafür, wie erheblich die individuellen Variationen sein können, gibt STUMPF (1883—90) in seiner Tonpsychologie an, dass es Personen gibt, die eine sukzessiv gegebene Quart oder sogar eine Quinte nicht unterscheiden können. Und SEASHORE (1919) gibt an, dass die Tonhöhenempfindlichkeit eines Menschen zweihundertmal so gut sein kann wie die eines anderen von gleichem Alter, gleichen Milieubedingungen und gleicher Allgemeinintelligenz. Die meisten Menschen sind imstande eine Differenz von einem halben Ton sicher wahrzunehmen. Dies gilt nur für hintereinander gegebene Töne. Bei gleichzeitiger (simultaner) Angabe ist die Unterschiedsempfindlichkeit erheblich geringer. SCHAEFER sagt (1915, S. 130): »Selbst für bestens geübte Beobachter und in dem unserem Ohre am meisten vertrauten mittleren Teile der Tonskala, erscheint ein Zweiklang, zwischen dessen Teiltönen nicht eine Höhendifferenz von mehr als 10 bis 20 Schwingungen besteht, als ein einziger, wenn auch schwebender, bzw. nicht ganz reiner Ton.«

Spätere Untersuchungen haben ergeben, dass die U.-E. (für sukzessiv gegebene Töne) ihr Maximum in der oberen Hälfte der eingestrichenen Oktave hat.

Die U.-E. ist die für das musikalische Empfinden grundlegende Eigenschaft. STUMPF (1883) sagt hierüber: »Die Höhe ist zweifels-

ohne unter den Merkmalen der Tonempfindung im allgemeinen die am meisten charakteristische und die Urteile über Höhe und Höhenverhältnisse sind dementsprechend, wenn auch nicht im Leben, doch musikalisch die grundlegenden.» Und SEASHORE (1919) sagt: »Pitch discrimination is the fundamental capacity in musical talent, and upon it rest most of the powers of appreciation and expression in music.»

Der Zusammenhang zwischen U.-E. und Musikalität besteht darin, dass die Musikalität einen gewissen Grad von U.-E. voraussetzt, wogegen eine gute U.-E. bei geringer Musikalität vorhanden sein kann. Die Ansichten darüber, inwiefern die U.-E. als ein Kriterium für Musikalität gelten soll, sind geteilt. RUPP (1914, S. 33) schreibt: »Die U.-E. scheint danach ebenso wie das absolute Tonbewusstsein ein Symptom für andere musikalische Befähigung zu bilden. Und zwar ein sicheres Symptom im negativen Sinne: Wo eine bestimmte Grenze nicht erreicht wird, sind auch keine anderen musikalischen Fähigkeiten vorhanden. Hingegen ist das Symptom nicht sicher im positiven Sinne: Nicht immer wo die U.-E. über der bezeichneten Grenze liegt, sind auch andere musikalische Fähigkeiten vorhanden. Gelegentlich zeigt ein ganz Unmusikalischer auch ohne besondere Übung eine sehr feine U.-E. Freilich sind dies Ausnahmen. Die Korrelation zwischen U.-E. und anderen musikalischen Fähigkeiten ist eine ziemlich grosse. — Da wenigstens ein mittlerer Grad von U.-E. stets bei Musikalischen vorhanden ist, so können wir die U.-E. wohl mit zu den musikalischen Leistungen rechnen. Aber sie erschöpft den Musikalischen ebensowenig wie das absolute Tonbewusstsein.»

Hier entgegnet ihm RÉVÉSZ (1920, S. 205): »Was zunächst die U.-E. anbelangt, so ist sie meiner Ansicht nach bei einer Prüfung der *musikalischen* Fähigkeiten vollkommen überflüssig. Sie ist keine musikalische, sondern bloss eine *akustische* Eigenschaft und soweit sie als Vorbedingung für jede musikalische Betätigung zu gelten hat, kommt sie nur bei einer Prüfung der *untersten* Stufe des akustisch-musikalischen Sinnes in Betracht, man könnte wohl sagen, nur bei der Feststellung der 'physiologischen Bedingungen' des Musizierens. Darauf dass eine unmittelbar auf die U.-E. sich beziehende Untersuchung zwecklos ist, beweist vor allem, dass das für musikalische Betätigung erforderliche Mass der U.-E. ein ziemlich geringes ist, so dass die Feinheit der U.-E. für den Grad der Musikalität — wie Beobachtungen an ausgezeichneten Musikern zeigen — nicht bezeichnend sein kann. Ferner zeigt sich, dass die Ergebnisse nicht einmal den Unterschied der Musikalischen von den Unmusikalischen hervortreten lassen, und endlich,



dass der erforderliche Grad der U.-E. schon durch die Prüfung der übrigen tatsächlich *musikalischen* Aufgaben *mitbestimmt* wird.»

Hierzu muss folgendes angeführt werden: Der Psychotechniker und der Biologe gehen von zwei verschiedenen Problemstellungen aus. Für den Psychotechniker gilt es, die Voraussetzungen festzustellen, die der Phänotypus für dessen musikalische Entwicklung bietet, für den Biologen gilt es, die genotypische Struktur der musikalischen Begabung und das Verhalten ihrer Einzelelemente zu ermitteln. Beiden gemeinsam ist das Objekt der Untersuchungen, nämlich: Manifestierte — bzw. sich manifestierende — Eigenschaften, ganz oder teilweise entfaltet, mehr oder weniger paratypisch modifiziert. Gemeinsam ist auch die Art der Prüfungsmethoden. Verschieden sind dagegen die aus den Untersuchungen zu ziehenden Konsequenzen. Für den Psychologen wäre z. B. der angeborene Taubstemme auch »nicht musikalisch«, für den Biologen noch lange nicht! Denn obwohl es dem Tauben niemals vergönnt sein wird 2 Töne zu unterscheiden oder rhythmisch gegliederte Tonfolgen zu reproduzieren, ist noch gar nicht gesagt, dass seine Gene nicht ungeahnte Möglichkeiten in sich bergen, die zwar niemals bei dem betreffenden Individuum, wohl aber bei seinen (normalen) Nachkommen in stets variierenden Kombinationen zur Auswirkung gelangen können.

Selbst wenn RÉVÉSZ in seiner Behauptung Recht haben sollte, dass die U.-E. keine musikalische sondern eine akustische Eigenschaft sei, und dass das für musikalische Betätigung erforderliche Mass der U.-E. ein ziemlich geringes sei, so dürfte die Bestimmung des hereditären Verhaltens der U.-E. zur Klarlegung der Vererbung der Musikalität sowohl notwendig als auch zweckmässig sein. Denn selbst RÉVÉSZ gibt zu, dass die U.-E. »als Vorbedingung für jede musikalische Betätigung« zu gelten habe. Es fragt sich nur wie tiefgreifend bzw. umfassend das Wirkungsbereich dieser »Vorbedingung« ist. In einem späteren Kapitel wird an Hand von Messungen gezeigt, dass eine enge Beziehung besteht zwischen dem Grad der U.-E. und dem Grad der Musikalität. Eine eingehende Untersuchung auf diesem Gebiete scheint mir somit nicht nur psychologisch gerechtfertigt, sondern biologisch angebracht.

## BESCHREIBUNG DER MESSUNGEN.

Der Zweck der Messungen ist der, zuerst die individuellen Variationen der U.-E. festzustellen, danach die Personen innerhalb der erhaltenen Variationsreihe in eine Rangordnung zu bringen, sodass man

imstande ist, den Grad der Leistung jeder Person im Verhältnis zu den übrigen zahlenmässig auszudrücken.

Der Gang der Messungen ist folgender: Unter Anwendung der Methode von SEASHORE werden den Versuchspersonen mittels eines Grammophons Paare von Stimmgabel-Tönen vorgespielt, wobei sich die Töne eines Paares in ihrer Schwingungszahl unterscheiden. Die Versuchsperson hat zu beurteilen, ob der zweite Ton jedes Paares höher (H) oder tiefer (T) ist als der erste und das entsprechende Zeichen (H oder T) in ein Formular einzutragen. Eine solche Versuchsreihe besteht aus 100 Tonpaaren, von denen eine Gruppe von je 10 dieselbe Schwingungsdifferenz aufweist.

Die Schwingungsunterschiede in jeder der 10 Gruppen sind verschieden. In Tabelle 1 ist für jede Gruppe die Schwingungsdifferenz angegeben.

TABELLE 1.

Rubrik	A.	B.	C.	D.	E.	F.	G.	H.	I.	J.
Schwingungs-Differenz . . . . .	30	27	25	18	8	1	1	2	3	5

Man sieht, dass die Tonhöhenunterschiede von A bis E abnehmen, von F bis J zunehmen. Die ganze Versuchsreihe bildet eine Schwierigkeitsanordnung, die sozusagen für alle vorkommenden Variationen berechnet ist und die eine individuelle Differenzierung ermöglicht.

## DIE BEWERTUNG DER MESSUNGEN.

Nach Beendigung der Prüfung wird für jede Person die Anzahl der richtigen Lösungen festgestellt und in „Prozent richtig“ ausgedrückt. Verschiedene Resultate ein und derselben Versuchsperson bei den Messungen der Tonhöhenempfindlichkeit beruhen — wenigstens zum Teil — auf Konzentrationsschwankungen. Es fragt sich, wie man diese ausschalten kann, um ein von Fehlern möglichst freies Resultat zu bekommen. Tritt im Verlauf der Messungen eine Ermüdung ein, so ändert sich das Resultat je nach der Stärke der Ermüdung, ausserdem ist es von dem im Anfang der Messung bestehenden Ermüdungszustand abhängig. Beides hängt von Umgebung und individueller Veranlagung ab und ist darum für jedes Individuum verschieden.

Es handelt sich um die Ermittlung des Konzentrations- und Ermüdungsgrades. Unter Konzentration ist aktive Bereitschaft zu verstehen. Geeignete Messungen dieses Zustandes hätten vor und nach der eigentlichen Messung der Tonhöhenempfindlichkeit stattzufinden. Hierdurch würde wieder die Dauer der Messung und die Beanspruchung des zu Messenden sehr vergrößert. Die sicherste Methode ist ohne Frage die, aus den Messungen selbst auf Schwankungen in der Konzentration zu schliessen, indem die Antworten auf die ersten 30—40—50 Aufgaben der Tonhöhenunterschiede die sichersten Angriffspunkte zur Beurteilung der Konzentration und etwaiger Schwankungen bieten. Diese Kontrollmöglichkeit für die Konzentration wurde in der Weise verwertet, dass bei individuellen Messungen *ein* Fehler in einer Rubrik nicht mitgezählt wurde, ferner wurden auch mehrere Fehler in einer Rubrik dann nicht mitgerechnet, wenn die Rubrik mit der nächst geringeren Schwingungsdifferenz keine Fehler aufwies.

### VERTEILUNG DER VERSUCHSPERSONEN.

Bei der Anwendung dieser Prüfungsmethoden bei im Ganzen 1276 Personen ergaben sich folgende Verteilungskurven (siehe Fig. 1).

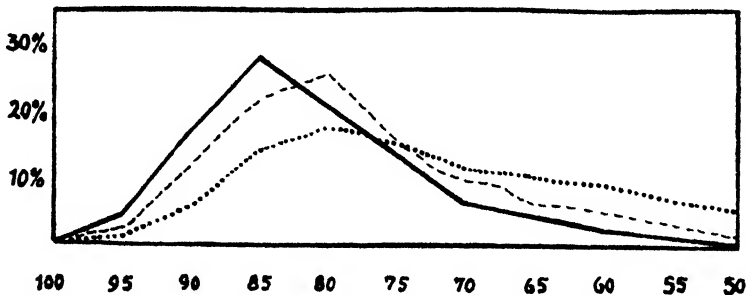


Fig. 1. Verteilungskurven. 1. 11 bis 13 Jahre ..... 2. 14 bis 16 Jahre ---, 3. 17 Jahre und darüber —.

In Fig. 1 bezeichnen die Zahlen der Abszisse die Prozentzahlen der richtigen Lösungen, die Zahlen der Ordinate die Anzahl der Personen in Prozenten der Personenzahl jeder der 3 Altersgruppen ausgedrückt.

### RANGORDNUNG.

Auf Grund der Verteilung der Personen auf die Zahlen für »Prozent richtig« wurde eine Rangordnung von 0 bis 100 für die Versuchs-

personen aufgestellt. Da in jeder Probe nur zwei Lösungen möglich sind, so besteht die Wahrscheinlichkeit, dass diejenigen Personen, die keine von den Tonhöhenunterschieden wahrnehmen, sondern nur raten, im Durchschnitt 50 % der Resultate richtig lösen. Dadurch liegt die überwiegende Mehrzahl der Personen zwischen 50 und 100 %, sodass der Nullpunkt der Rangordnung bis nahe an die Prozentzahl 50 heraufgerückt wird.

Die sich aus dem Versuchsmaterial ergebende Rangordnung zeigt Tabelle 2.

TABELLE 2.

Prozent richtig	A l t e r			Prozent richtig	A l t e r		
	17 Jahre und dar- über	14 - 16 Jahre	11 - 13 Jahre		17 Jahre und dar- über	14 - 16 Jahre	11 - 13 Jahre
100	100	100	100	74	32	34	55
99	100	100	100	73	20	31	52
98	100	100	100	72	18	29	50
97	100	100	100	71	16	27	47
96	99	100	100	70	14	25	45
95	99	100	100	69	13	23	43
94	98	100	100	68	12	20	41
93	96	100	100	67	11	18	39
92	93	99	100	66	10	16	37
91	91	99	99	65	10	14	36
90	88	98	99	61	9	13	34
89	84	96	98	63	8	11	32
88	80	93	97	62	8	10	30
87	75	89	96	61	7	9	28
86	70	85	95	60	6	8	25
85	65	79	92	59	6	7	23
84	60	75	89	58	5	6	21
83	56	70	86	57	5	5	20
82	51	65	83	56	5	4	18
81	46	58	79	55	5	3	17
80	41	54	75	54	5	3	16
79	37	50	72	53	4	2	15
78	33	46	68	52	4	2	13
77	30	42	65	51	4	2	12
76	27	39	61	50	4	2	11
75	25	36	58				

Stellt man die Zahlenfolge der Rangordnung graphisch dar, so erhält man die Kurven in Fig. 2: (Vgl. hierzu SEASHORE, 1919.)

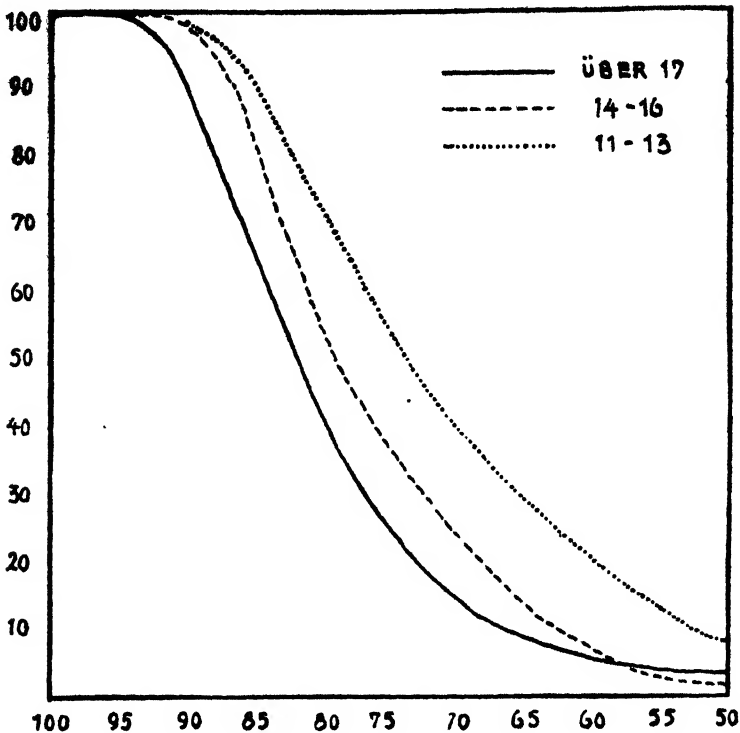


Fig. 2. Rangkurven. (Methode: SEASHORE).

### EINFLUSS DES ALTERS.

Man sieht aus den Rangkurven, dass erwachsene Personen durchschnittlich gleichmässig günstigere Resultate aufweisen als die jüngeren. Hierzu ist ferner folgendes zu bemerken: Die Messungen der elementarmusikalischen Eigenschaften zeigen, dass besonders ältere Versuchspersonen die sich nicht oder wenig mit Musik beschäftigt haben, oft auffallend schlechte Resultate aufweisen, die nicht immer auf geringer oder fehlender Musikalität beruhen. Dies ist hauptsächlich auf progressive Alterserscheinungen und die dadurch bedingte mangelhafte Konzentrationsfähigkeit und Aufmerksamkeit, bzw. schlechte Hörfähigkeit zurückzuführen. Dass diese Resultate ein irreführendes Bild von den genotypischen Merkmalen des betr. Individuums geben, liegt

auf der Hand. Daher war es notwendig in einer Reihe dieser Fälle eine Korrektur vorzunehmen.

Wenn ältere Versuchspersonen die Probe gut bestehen, ist ein einwandfreies Zeugnis ihrer Fähigkeit gegeben, bestehen sie diese schlecht, muss kontrolliert und eine eventuelle Korrektur in Erwägung gezogen werden.

TABELLE 3. Mittelwerte der »Prozent richtig« für die verschiedenen Altersstufen.

Alter	11 - 13	14—16	17—40	41 - 60
Prozent richtig	72,3 %	79,2 %	81,7 %	75,7 %

Die oben beschriebenen Verhältnisse werden durch die Tabelle 3 erläutert. Hier sieht man, dass die Versuchspersonen zwischen 41—60 Jahren im Durchschnitt schlechtere Resultate aufweisen als zwischen 17—40, ja sogar als die zwischen 14—16 Jahren.

### DURCHSCHNITTliche FEHLERZAHL. KONTROLLPROBEN.

Wenn man in jeder der Gruppen A bis J die durchschnittliche Fehlerzahl berechnet, so erhält man ein Resultat, wie es die Treppenkurve in Fig. 3 darstellt.

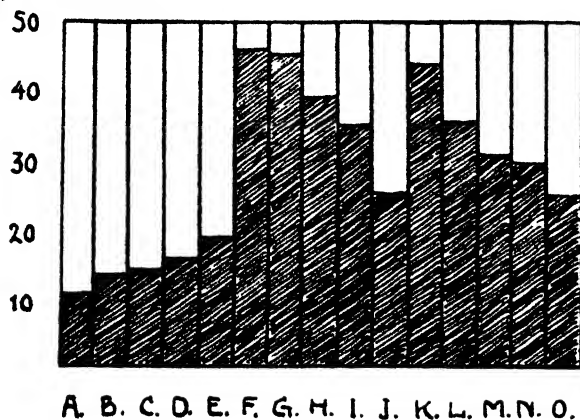


Fig. 3. Prozentzahlen für die durchschnittlichen in jeder Rubrik gemachten Fehler.

Die hier noch aufgeführten Versuchsgruppen K bis O enthalten die durchschnittlichen Fehlerzahlen einer fast regelmässig durchge-

führten Kontrollprobe mit den 50 Proben der Gruppen F bis J. Man sieht, dass sich die Fehlerzahlen umgekehrt proportional wie die Schwingungsdifferenzen verhalten. Der durchschnittliche Ausfall der Kontrollprobe zeigt, dass bei unmittelbarer Wiederholung der Versuche die Fehlerzahlen etwas abnehmen. Dies deutet darauf hin, dass eine gewisse Anpassung an die Versuche stattfindet. Diese Kontrollprobe zeigt im Durchschnitt eine Besserung von 2 %. In einigen Fällen ist noch eine zweite Kontrollprobe vorgenommen worden. Hierbei zeigte es sich, dass die Besserung zwischen Hauptprobe und I. Kontrolle sich zu der zwischen I. und II. Kontrolle verhält wie 1 : 0,15, d. h. also, dass das Resultat der II. Kontrolle sich nur wenig von dem der ersten unterscheidet.

### EINFLUSS DER ÜBUNG.

Wie die Kontrollproben zeigen, findet im Verlaufe der Messung eine gewisse Anpassung an die Versuche statt. Es fragt sich nun, ob durch länger dauernde Übung eine nennenswerte Besserung der U.-E. erzielt wird.

RUPP behauptet hierzu (1914, S. 31): »Bei allen Versuchen über U.-E. ist beobachtet, dass sich dieselbe nach kurzer Zeit bedeutend verbessert. Unsere Versuche stellen also eine Methode dar, die das Gehör mehr verfeinert und übt, als es durch die Praxis der Musik gewöhnlich geschieht. Indem wir viele Versuche hintereinander anstellen, passen wir uns an die Aufgabe immer besser an, wir lernen von jedem Versuch für den nächsten. Die Methoden sind daher nicht nur zur Prüfung wertvoll, sondern sie dienen auch der *Bildung* und *Erziehung* des Gehörs».

An einer anderen Stelle sagt RUPP (1914, S. 27): »Man wird vielleicht meinen, beim Musikalischen liege eine angeborene Anlage vor, durch die er feinere Unterschiede erkennt als der Unmusikalische, wenn dieser auch noch so sehr geübt ist. Dass scheint nach unseren Erfahrungen nicht der Fall zu sein. Bei hinreichender Übung und guter Beobachtungsgabe (Intelligenz) erreicht auch der ganz Unmusikalische eine staunenswerte U.-E.!».

Dagegen findet man bei SEASHORE (1919) die Angabe, dass auf Grund von Messungen an 14-jährigen Schülern festgestellt wurde, dass die Durchschnittsresultate der Messungen gleich blieben, auch wenn man sie in Form einer intensiven bewussten Übung 20 Tage hintereinander wiederholte. Wahrscheinlich verhält es sich so, dass durch Aufmerksamkeit und Übung eine Besserung der Unterscheidungs-

fähigkeit durch Anpassung an die Versuche erzielt werden kann, dass jedoch die der Unterscheidungsfähigkeit zugrunde liegende U.-E. nicht verändert wird, so dass eine Besserung der Unterscheidungsfähigkeit nachdem die V.-P. sich den Versuchen vollkommen angepasst hat nicht stattfindet.

### EINFLUSS DES UNTERRICHTS.

Hierzu sagt SEASHORE, dass, wenn man den Grad der U.-E. durch mehrere Jahre, in denen Musikunterricht stattgefunden hat, verfolgt, sich unter dem Einfluss des Unterrichts keine Änderung konstatieren lässt.

Im folgenden haben wir die Ergebnisse von vier Versuchsreihen zusammengestellt, in denen bei im ganzen 410 Personen die durchschnittlichen Zahlen für »Prozent richtig« und die entsprechenden Rangzahlen für die Personen berechnet wurden, die Unterricht im Spielen folgender Instrumente hatten: 1. Geige, 2. Klavier oder Harmonium, 3. Mandoline oder Gitarre usw. — 4. Solche die kein Instrument spielten.

TABELLE 4.

410 V.-P.

Instrument	Geige	Klavier Harmonium	Gitarre Mandoline	Kein Instrument
Anzahl d. V. P.	55	99	52	204
Mittelw. der U.-E. in Proz. richtig	83,8 %	83,9 %	81,9 %	72,5 %
Entspr. R.-Z. ...	75	75	65	31

Diese Tabelle zeigt:

1. Diejenigen Personen, die kein Instrument spielen, stehen bezüglich ihrer durchschnittlichen Rangzahl für U.-E. bedeutend hinter denen mit Instrumentalunterricht zurück.

2. Diejenigen Personen, die Geigenunterricht haben, und von denen man erwarten müsste, dass sie eine bedeutend feinere U.-E. haben müssten als diejenigen, die fertig abgestimmte Instrumente, wie Klavier und Harmonium, spielen, zeigen keine bessere durchschnittliche U.-E. als die letzteren.

Hierdurch wird die obige Behauptung von SEASHORE bestätigt, indem eine so spezielle U.-E.-Übung wie der Geigenunterricht keine nachweisbare Verfeinerung der U.-E. zu bewirken scheint.



## EINFLUSS DES GESCHLECHTS.

TABELLE 5. Mittelwerte der U.-E. in Rangzahlen innerhalb der Rangstufen nach Geschlechtern getrennt. 308 V.-P.

Rangstufe	0—20		21—40		41—60		61—80		81—100	
Geschlecht .....	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
Mittelw. der U.-E. in Rangzahlen .....	11,2	9,7	28,8	27,9	49,4	50,0	70,2	79,9	87,2	88,2

Tabelle 5 zeigt, dass die Mittelwerte der Rangzahlen in jeder Rangstufe für beide Geschlechter annähernd gleich sind. Im Gesamtmittelwert steht das männliche Geschlecht aber etwas höher als das weibliche.

Im Gegensatz zu dieser von Erwachsenen aufgestellten Tabelle zeigt die aus einem Material von Kindern zwischen 11 und 13 Jahren berechnete Tabelle 6, dass die durchschnittliche Rangzahl für U.-E. bei den Mädchen höher ist als bei den Knaben.

TABELLE 6. 279 V.-P.

Geschlecht	♂	♀
Anzahl d. V.-P. ....	146	133
Entspr. Mittelwerte d. U.-E.	47	53

TABELLE 7. Verteilung der Personen auf die Rangstufen nach Geschlechtern getrennt. 308 V.-P.

Rangstufe	0—20		21—40		41—60		61—80		81—100	
Geschlecht	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
Anzahl d. V.-P. ....	31	18	20	15	36	25	48	32	60	23
Prozentuale Verteilung	15,8 %	15,9 %	10,4 %	13,3 %	18,4 %	22,1 %	24,6 %	28,2 %	30,8 %	20,4 %

Tabelle 7 zeigt die Verteilung der Personen auf die Rangstufen nach Geschlechtern getrennt. Hier zeigen die männlichen Individuen ein deutliches Maximum in der höchsten Rangstufe, die weiblichen in der zweithöchsten.

Die Beteiligung der beiden Geschlechter an jeder Rangstufe wird durch Tabelle 8 dargestellt.

**TABELLE 8.** *Verteilung der Personen innerhalb der Rangstufen nach Geschlechtern.*

Rangstufe	0—20		21—40		41—60		61—80		81—100	
Geschlecht	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
Prozentuale Verteilung	49,9 %	50,1 %	44,2 %	55,8 %	45,4 %	54,6 %	46,6 %	53,4 %	60,2 %	39,8 %

Man sieht, dass in den 4 unteren Rangstufen das weibliche Geschlecht überwiegt, dass aber in der höchsten Rangstufe das männliche Geschlecht prozentual erheblich stärker vertreten ist als das weibliche.

### KORRELATIONEN.

Um über die Bedeutung der U.-E. für die Musikalität und ihre verschiedenen Erscheinungsformen Aufschluss zu erhalten, wurden folgende Korrelationen aufgestellt:

1) Musikalische Einschätzung	}	Anamnestic Angaben
2) Gesangszensur (Singnote)		
3) »Improvisieren einer 2:ten Stimme«		
4) Spielen »nach Gehör«		
5) Musikalische Bewertung		
6) »Aufmerksamkeit«	}	Schulleistungen
7) »Rechnen«		
8) »Deutsch«		
9) »Lokation«		
10) Unterscheidung von Tonstärken	}	Direkte Messungen
11) Unterscheidung von Zeitintervallen		
12) Gedächtnis für Tonfolgen		
13) Sinn f. Konsonanz		
14) Durchschnitt der elementaren Fähigkeiten: Tonstärke, Zeit, Gedächtnis, Konsonanz		

Es wurden für die verschiedenen Rangstufen der U.-E. die Mittelwerte für die entsprechenden Resultate der zu vergleichenden — koordinierten — Eigenschaft berechnet. In derselben Weise wurden die Mittelwerte der der U.-E. entsprechenden Gradstufen der koordinierten Eigenschaft berechnet.

Ferner wurde der Korrelationskoeffizient berechnet nach der Formel:

$$K = \frac{\sum \alpha_{\nu} \cdot n_{\nu}}{n} = \frac{\sum \left( \frac{m - x_{\nu}}{m - y_{\nu}} \cdot n_{\nu} \right)}{n}$$

Hier bedeutet  $y$  das supponierte,  $x$  das koordinierte Merkmal;  $\nu$  bezeichnet die Nummer der Rangstufe und  $x_{\nu}$  und  $y_{\nu}$  die Mittelwerte der beiden Merkmale  $x$  und  $y$  der  $\nu$ -ten Rangstufe.  $m$  bezeichnet das Rangmittel und  $n$  die Anzahl der Personen. Der Quotient  $\alpha_{\nu} = \frac{m - x_{\nu}}{m - y_{\nu}}$  ist der Koeffizient der mittleren Abweichung innerhalb jeder Rangstufe.

### 1. Musikalische Einschätzung z. U.-E.

TABELLE 9.

248 V.-P.

Gruppe	Sehr musikalisch	Musikalisch	Etwas musikalisch	Nicht musikalisch
Anzahl V.-P. ....	35	120	57	36
Entspr. Mittelwerte d. U.-E. ....	72	43	37	30

Man sieht aus dieser Tabelle, dass die U.-E. mit dem Grad der »musikalischen Einschätzung« abnimmt.

### 2. U.-E. z. »Singnote«.

TABELLE 10.

69 V.-P.

Rangstufen d. U.-E.	1—20	21—40	41—60	61—80	81—100
Anzahl der V.-P. ....	21	17	8	11	12
Entspr. Mittelwerte d. Sing- note ....	3,0	2,6	2,4	2,3	2,0
Koeffizienten d. mittl. Abw.	+0,3	+0,2	0	+0,1	+0,3

Korrelationskoeffizient:  $+0,24 \pm 0,1$ .

Diese Tabelle zeigt die Korrelation zwischen U.-E. und den Zensuren für Gesangleistungen von vier Klassen einer Schule.

„Singnote“ z. U.-E.

TABELLE 11.

247 V.-P.

Zensuren d. Singnote	1	2	3	4
Anzahl d. V.-P. ....	16	90	97	44
Entspr. Mw. d. U.-E. ....	79	54	39	18
Koeffiz. d. mittl. Abw. ...	+ 0,8	+ 0,8	+ 0,3	+ 0,8

Korrelationskoeffizient:  $\pm 0,60 \pm 0,04$ .

Bei einer Untersuchung von 18 Schülern, die auf Grund von „Unmusikalität“ nicht singen, ergab sich die durchschnittliche U.-E.-Rangzahl : 6.

3. Fähigkeit eine „2:te Stimme (Unterstimme) zu improvisieren“ z. U.-E.

TABELLE 12.

111 V.-P.

	Können eine 2:te Stimme improvisieren	Können nicht eine 2:te Stimme improvisieren
Anzahl d. V.-P. ....	78	33
Entspr. Mw. d. U.-E. ....	70	27

Alle in dieser Tabelle aufgeführten Personen „singen“. Man sieht, dass diejenigen, die behaupten eine 2:te Stimme improvisieren zu können, im Durchschnitt eine erheblich feinere U.-E. haben als die übrigen.

4. Spielen „nach Gehör“ z. U.-E.

TABELLE 13.

59 V.-P.

	Es können ein Instrument spielen	
	Nach Gehör	Nicht nach Gehör
Anzahl d. V.-P. ....	47	12
Entspr. Mw. d. U.-E. ....	75	51

Diese Tabelle zeigt, dass von denen, die ein Instrument spielen, diejenigen, die „nach Gehör“ spielen können, eine feinere U.-E. besitzen.

5. U.-E. z. *Musikalischer Bewertung* (auf Grund anamnestischer Angaben).

TABELLE 14.

350 V.-P.

Rangstufen d. U.-E.	1—20	21—40	41—60	61—80	81—100
Anzahl d. V.-P. ....	53	37	83	90	87
Entspr. Mw. d. Musikalität .....	2,60	4,45	5,54	6,18	7,75
Koeffiz. d. mittl. Abw. ....	+ 0,80	+ 0,30	0	+ 0,00	+ 0,70

Korrelationskoeffizient:  $+ 0,59 \pm 0,03$ .

*Musikalische Bewertung z. U.-E.*

TABELLE 15.

171 V.-P.

Musikal. Bewertung d. V.-P.	1—2	3—4	5—6	7—8	9—10
Entspr. Mittelwerte der U.-E. in »Prozent richtig« .....					
{ ♂ V.-P. ....	65 %	76 %	73 %	76 %	78 %
{ ♀ V.-P. ....	61 %	69 %	78 %	80 %	90 %
{ ♂ + ♀ V.-P. ....	63 %	73 %	77 %	80 %	89 %
Entspr. Rangzahlen f. U.-E. ....	8	20	30	41	84
Koeffizienten d. mittl. Abw. ....	+ 1,00	+ 1,00	0	- 0,45	+ 0,83

Korrelationskoeffizient:  $+ 0,82 \pm 0,03$ .

Die Tabellen 14 und 15 zeigen eine deutliche Korrelation zwischen der U.-E. und der Musikalität (0,59), aber eine erheblich stärkere Korrelation: Musikalität z. U.-E. (0,82).

Im folgenden seien einige Korrelationen zwischen U.-E. (auf Grund von Messungen) und Zensuren für einige nicht musikalische Schulleistungen angegeben. (Tabelle 16, 17 und 18 sind von demselben Schülermaterial gewonnen.)

6. U.-E. z. »Aufmerksamkeit«.

TABELLE 16.

Rangstufen der U.-E.	1—20	21—40	41—60	61—80	81—100
Anzahl der V.-P. ....	21	11	5	2	1
Entspr. Mittelw. d. Aufm. ....	2,0	1,9	2,0	2,0	2,0

7. U.-E. z. »Rechnen«.

TABELLE 17.

Rangstufen d. U.-E.	1—20	21—40	41—60	61—80	81—100
Anzahl d. V.-P. ....	21	11	5	2	1
Entspr. Mw. f. Rechnen.....	2,6	2,8	2,7	2,5	3,0

8. U.-E. z. »Deutsch«.

TABELLE 18.

Rangstufen d. U.-E.	1—20	21—40	41—60	61—80	81—100
Anzahl d. V.-P. ....	21	11	5	2	1
Entspr. Mw. d. Deutschnote.....	2,4	2,4	2,5	2,3	2,0

Die Tabellen für »Aufmerksamkeit«, »Rechnen« und für »Deutsch« ergeben keine Korrelation. Für die Aufstellung von Korrelationskoeffizienten ist dieses Material zahlenmässig zu gering.

9. »Lokation« z. U.-E.

Tabelle 19 zeigt die Korrelation zwischen der »Lokation«, d. h. dem »Platz« des Schülers in der Klasse (bezogen auf 100 Personen) und der U.-E.

TABELLE 19.

Stufen der Lokation	1—20	21—40	41—60	61—80	81—100
Anzahl d. V.-P. ....	36	31	27	43	25
Entspr. Mw. d. U.-E. ....	53	53	47	53	50
Koeffizienten d. mittl. Abw. ....	0,08	0,15	0	+ 0,15	0

Korrelationskoeffizient:  $\div 0,008 \pm 0,06$ .

Es ergibt sich keine Korrelation.

Im folgenden seien noch einige Korrelationen zwischen der gemessenen U.-E. und den Messungsergebnissen einiger anderer musikalischer Elementareigenschaften, nach der Grammophon-Methode (SEASHORE) gemessen, angeführt. Diese Eigenschaften sind:

**Die Unterscheidungsfähigkeit für Tonstärken.** 2 Töne von verschiedener Stärke werden nacheinander angegeben. Die V.-P. hat zu

beurteilen, ob der zweite Ton stärker (F) oder schwächer (P) ist als der erste.

*Die Unterscheidungsfähigkeit für Zeitintervalle.* Es ertönen hintereinander 3 Schläge. Die V.-P. hat zu beurteilen, ob das Intervall zwischen den beiden letzten Schlägen länger (L) oder kürzer (K) ist als das zwischen den beiden ersten.

*Das Gedächtnis für Tonfolgen.* Eine Tonfolge wird angegeben, und sodann mit Veränderung eines Tones wiederholt. Die V.-P. soll die Nummer des veränderten Tones angeben.

*Die Unterscheidungsfähigkeit für Konsonanz und Dissonanz.* Es werden Paare von Zweiklängen nacheinander angegeben. Die V.-P. soll angeben, ob der zweite Klang konsonanter (B) oder dissonanter (S) klingt als der erste.

10. U.-E. z. Unterscheidungsfähigkeit für Tonstärken (Intensität).

TABELLE 20.

199 V.-P.

Rangstufen d. U.-E.	10	30	50	70	90
Entspr. Mw. d. Intensität ....	24	35	40	37	63
Koeffizienten d. mittl. Abw. .	+ 0,65	+ 0,75	0	0,65	+ 0,33

Korrelationskoeffizient:  $+ 0,27 \pm 0,07$ .

»Intensität» z. U.-E.

TABELLE 21.

277 V.-P.

Rangstufen f. Intensität	1—20	21—40	41—60	61—80	81—100
Entspr. Mw. d. U.-E. ....	43	52	52	63	67
Koeffizienten d. mittl. Abw. ....	+ 0,18	- 0,10	0	+ 0,65	+ 0,43

Korrelationskoeffizient:  $+ 0,29 \pm 0,06$

11. U.-E. z. Unterscheidungsfähigkeit für Zeitintervalle (»Zeit«).

TABELLE 22.

281 V.-P.

Rangstufen d. U.-E.	10	30	50	70	90
Entspr. Mw. f. Zeit .....	27	23	31	48	52
Koeffizienten d. m. Abw. ....	+ 0,37	+ 1,25	0	+ 0,15	+ 0,05

Korrelationskoeffizient:  $+ 0,45 \pm 0,05$ .

»Zeit« z. U.-E.

TABELLE 23.

298 V.-P.

Rangstufen f. Zeit	10	30	50	70	90
Entspr. Mw. d. U.-E.....	42	48	60	75	63
Koeffizienten d. m. Abw. ....	+ 0,20	+ 0,10	0	+ 1,25	+ 0,33
Korrelationskoeffizient: + 0,47 ± 0,05.					

12. U.-E. z. Gedächtnis für Tonfolgen.

TABELLE 24.

272 V.-P.

Rangstufen d. U.-E.	10	30	50	70	90
Entspr. Mw. f. Gedächtnis.....	33	46	59	65	69
Koeffizienten der mittl. Abw. ...	+ 0,43	+ 0,20	0	+ 0,25	+ 0,47
Korrelationskoeffizient: + 0,46 ± 0,05.					

Gedächtnis für Tonfolgen z. U.-E.

TABELLE 25.

252 V.-P.

Rangstufen f. Gedächtnis	10	30	50	70	90
Entspr. Mw. d. Tonhöhe .....	33	44	54	54	67
Koeffizienten der mittl. Abw. ...	+ 0,43	+ 0,30	0	+ 0,20	+ 0,43
Korrelationskoeffizient: + 0,34 ± 0,06.					

13. U.-E. z. Unterscheidungsfähigkeit für Konsonanz-Dissonanz.

(»Konsonanz«).

TABELLE 26.

272 V.-P.

Rangstufen d. U.-E.	10	30	50	70	90
Entspr. Mw. d. Konsonanz .....	46	52	55	61	58
Koeffizienten d. mittl. Abw. ....	+ 0,10	- 0,10	0	+ 0,55	+ 0,20
Korrelationskoeffizient: + 0,19 ± 0,05.					

»Konsonanz« z. U.-E.

TABELLE 27.

271 V.-P.

Rangstufen f. Konsonanz	10	30	50	70	90
Entspr. Mw. d. U.-E. ....	48	53	53	57	60
Koeffizienten d. mittl. Abw. ....	+ 0,05	- 0,16	0	+ 0,35	+ 0,25
Korrelationskoeffizient: + 0,13 ± 0,06.					



In Tabelle 28 sind die Korrelationskoeffizienten für die gemessenen Eigenschaften z. U.-E. zusammengestellt.

TABELLE 28.

	U.-E.-supponiert	U.-E.-koordiniert
Konsonanz .....	$+0,19 \pm 0,05$	$+0,13 \pm 0,05$
Intensität .....	$+0,27 \pm 0,07$	$+0,29 \pm 0,05$
Gedächtnis .....	$+0,45 \pm 0,05$	$+0,34 \pm 0,05$
Zeit .....	$+0,45 \pm 0,05$	$+0,47 \pm 0,05$

Danach sollte also die Korrelation: U.-E. z. Konsonanz am schwächsten, die Korrelation U.-E. z. Zeit am stärksten sein.

Zuletzt ist nun die Korrelation zwischen U.-E. und dem Mittelwert aus den Ergebnissen für die 4 oben genannten Fähigkeiten aufgestellt worden:

14. U.-E. z. »Durchschnitt« (V., K., I., G. u. Z.).

TABELLE 29.

Rangstufen d. U.-E.	10	30	50	70	90
Entspr. Mw. f. Durchschn. ....	31	43	50	55	61
Koeffizienten der mittl. Abw. ...	$+0,47$	$+0,35$	0	$+0,25$	$+0,27$

Korrelationskoeffizient:  $+0,33 \pm 0,05$ .

»Durchschnitt« z. U.-E.

TABELLE 30.

Rangstufen f. Durchschnitt	10	30	50	70	90
Entspr. Mw. d. U.-E. ....	34	40	66	65	81
Koeffizienten der mittl. Abw. ...	$+0,40$	$+0,50$	0	$+0,75$	$+0,77$

Korrelationskoeffizient:  $+0,50 \pm 0,04$ .

Hier zeigt sich folgendes: Bei U.-E. als supponiertem Merkmal ist der Korrelationskoeffizient  $0,33$ ; bei U.-E. koordiniert ist der Koeffizient  $+0,50$ . Im Gegensatz zu den Verhältnissen bei den 4 einzelnen Eigenschaften sind also beim Durchschnitt die beiden entsprechenden Koeffizienten sehr verschieden.

## ZUSAMMENFASSUNG DER ERGEBNISSE DER KORRELATION.

1. Für U.-E. einerseits und Schulleistungen in Aufmerksamkeit, Rechnen und Deutsch andererseits ist keine Korrelation nachzuweisen.

2. Dies wird durch die fehlende Korrelation zwischen »Lokation» und U.-E. (— 0,008) bestätigt.

3. Zwischen der »musikalischen Einschätzung» und dem Grad der U.-E. besteht eine deutliche Korrelation.

4. Ebenso besteht beim Vorhandensein der Fähigkeit, eine 2:te Stimme zu improvisieren oder »nach Gehör» zu spielen, eine erheblich feinere U.-E.

5. Zwischen U.-E. und Intensitätsunterscheidungsfähigkeit, Unterscheidungsfähigkeit für Zeitintervalle, Sinn für Konsonanz und Gedächtnis für Tonfolgen ist eine gewisse Korrelation vorhanden.

Setzt man die U.-E. in Korrelation zu dem Durchschnitt dieser Eigenschaften, so findet man folgende Koeffizienten:

bei U.-E. supponiert + 0,33,

bei Durchschnitt supponiert + 0,60.

Das Steigen der U.-E. braucht demnach nicht in gleichem Masse eine Zunahme des Durchschnitts der übrigen 4 Fähigkeiten zur Folge zu haben, ein Steigen des Durchschnitts dieser Fähigkeiten scheint jedoch mit einem entsprechenden Steigen der U.-E. verbunden, bzw. davon abhängig zu sein.

6. Ganz analoge Verhältnisse zeigen sich bei den Korrelationen zur »Singnote» und zur »musikalischen Bewertung».

U.-E.: Singnote + 0,24,

Singnote: U.-E. + 0,60.

U.-E.: Musikalität + 0,59,

Musikalität: U.-E. + 0,82.

Es sind also auch hier die Korrelationskoeffizienten dann erheblich grösser, wenn »Singnote» oder »Musikalität» supponiert ist, d. h. dass ein Steigen der U.-E. weniger ein Steigen der Musikalität bedingt als das Steigen der Musikalität von einer entsprechenden Zunahme der U.-E. abhängig ist.

Dies deutet darauf hin, dass die musikalische Veranlagung von der Anlage für U.-E. qualitativ wie quantitativ bedingt zu sein scheint. Da aber der Grad der U.-E. nicht immer einen entsprechenden Grad von Musikalität zur Folge hat, ja sogar, wie einige Fälle erweisen, eine

äußerst feine U.-E. bei sonst »wenig musikalischen« Individuen auftreten kann, so scheint der U.-E. als musikalischer Eigenschaft eine selbständige Bedeutung zuzukommen.

## VORLÄUFIGE RESULTATE DER FAMILIENMESSUNGEN.

In den vorangehenden Abschnitten wurde die Bedeutung der U.-E. für die Musikalität und einige ihrer Erscheinungsformen untersucht, ohne die Erblichkeitsverhältnisse im besonderen zu berücksichtigen. Im folgenden sollen die bisherigen Resultate von Familienmessungen angeführt werden, die über das Verhalten der U.-E. bei der Vererbung Aufschluss geben sollen.

Um den Einfluss der Musikalität der Eltern auf die U.-E. der Kinder zu prüfen, wurden die Eltern auf Grund ihrer Bewertung nach anamnestischen Angaben in die üblich angewandten Ehekatégorien geordnet, und die Durchschnittsresultate der Kinder aus jeder Ehegruppe berechnet. Es bedeuten ++ »sehr musikalisch«, + »musikalisch« — »etwas musikalisch« und = »nicht »musikalisch«.

TABELLE 31.

64 Ehen.

Musik. Bewertung d. Eltern	{=	{=	{=	{=	{=	{=	{=	{=	{=
Anzahl d. gemessenen Kinder .....	13	28	22	34	14	9	54	32	16
Durchschnitt % Zahl d. U.-E. d. Kind. ....	70,4	69,7	73,5	77,9	76,9	78,5	82,4	84,3	90,4
Entspr. Rangzahl. ....	14	14	22	33	30	37	51	60	88

Wie Tabelle 31 zeigt, steigt die U.-E. der Kinder progressiv mit der Musikalität der Eltern an.

Im folgenden ist die U.-E. der Kinder zu der U.-E. der Eltern in Korrelation gesetzt. Zu diesem Zweck wurden die Rangzahlen 1—100 auf die 5 Rangstufen ++, +, μ, — und = reduziert. Zur Vereinfachung der Berechnung wurden diese Symbole durch die Zahlen + 2, + 1, 0, — 1 und — 2 ersetzt.

In Tabelle 32 bezeichnen die in das Quadrat eingezeichneten Zahlen die Anzahl der Kinder einer Rangstufe, die einem bestimmten Elterndurchschnitt entsprechen.

TABELLE 32. 25 Ehen.

Eltern	+2	21	-	-	-	-
	+1,5	9	3	2	-	-
	+1	5	3	2	2	-
	+0,5	7	12	4	4	-
	0	1	1	7	2	-
	-0,5	-	4	4	2	1
	-1	-	-	-	-	-
	-1,5	-	-	-	2	1
	-2	-	-	-	-	4
		+2	+1	0	1	2
		Kinder				

Die U.-E. der Kinder steigt progressiv mit der U.-E. der Eltern.

Es fragt sich nun, inwieweit es möglich ist, aus diesen Messungen auf eine bestimmte Form des Erbganges zu schliessen.

In Bulletin Nr. 22. des Eugenics Record Office veröffentlicht Frl. Dr. H. M. STANTON (1922) Untersuchungen über die Vererbung musikalischer Eigenschaften. Dr. STANTON hat Messungen elementarmusikalischer Fähigkeiten nach der Methode von SEASHORE in den Familien von 6 namhaften Musikern in Amerika vorgenommen. Die Messungen umfassten die Prüfung folgender Eigenschaften: 1. Tonhöhe — U.-E., 2. Intensität — U.-E., 3. Zeitintervall — U.-E. und 4. das Gedächtnis für Tonfolgen. Auf Grund dieser Messung in Verbindung mit Angaben über die Musikalität von nicht gemessenen Eltern wurden die Familienmitglieder in »musikalische« und »nicht musikalische« getrennt. Danach ergab sich u. a. folgendes:

1. Beide Eltern musikalisch aus musikalischen Familien: von 11 Kindern, 10 musikalisch.

2. Beide Eltern unmusikalisch aus unmusikalischen Familien: Sämtliche 25 gemessenen Kinder unmusikalisch.

3. Ein musikalischer Elter von musikalischer Familie ergab mit einem unmusikalischen aus unmusikalischer Familie: unter 17 Nachkommen, 6 musikalische, 11 nicht musikalische Kinder.

In dem Bestreben, eine eventuelle Übereinstimmung der Messungsergebnisse mit dem MENDEL'schen »Presence-absence«-Typus nachzuweisen, wurden die Kinder auf Grund ihrer Rangzahlen in 3 Gruppen (Superior, Average, Poor) geteilt, und für die Eltern 6 Kategorien entsprechend den Kombinationsmöglichkeiten der Gameten aufgestellt.

Tabelle 33 zeigt die Resultate der Familienmessungen der Tonhöhenunterschiedsempfindlichkeit (Pitch discrimination).

TABELLE 33.

Eltern Kombination	Anzahl d. Ehen	K i n d e r			
		Gefundene Resultate			Erwartete Resultate
		Sup.	Ave.	Poor	
1. PP × PP .....	8	15	1	0	$\frac{1}{2}$ PP
2. PP × Pp .....	4	11	0	0	$\frac{1}{2}$ PP + $\frac{1}{2}$ Pp
3. Pp × Pp .....	1	1	0	0	$\frac{1}{4}$ PP + $\frac{1}{2}$ Pp + $\frac{1}{4}$ pp
4. PP × pp .....	0	0	0	0	$\frac{1}{2}$ Pp
5. Pp × pp .....	0	0	0	0	$\frac{1}{2}$ Pp + $\frac{1}{2}$ pp
6. pp × pp .....	0	0	0	0	$\frac{1}{2}$ pp

Da die Untersuchungen Dr. STANTON's sich vornehmlich auf hochmusikalische Familien erstreckten, sodass Personen in den letzten 3 Kategorien vollkommen fehlen, ist es erklärlich, dass ein Vergleich mit dem einfachen Mendeltypus zu keinem verwendbaren Resultat geführt hat.

Im folgenden habe ich aus meinem Material von denjenigen Familien, wo beide Eltern gemessen worden sind, eine Zusammenstellung entsprechend der soeben dargestellten Tabelle gemacht.

TABELLE 34.

Eltern Kombination	Anzahl d. Ehen	K i n d e r			
		Gefundene Resultate			Erwartete Resultate
		Sup.	Ave.	Poor	
1. PP × PP .....	3	11	0	0	$\frac{1}{2}$ PP
2. PP × Pp .....	7	14	11	2	$\frac{1}{2}$ PP + $\frac{1}{2}$ Pp
3. Pp × Pp .....	5	1	11	0	$\frac{1}{4}$ PP + $\frac{1}{2}$ Pp + $\frac{1}{4}$ pp
4. PP × pp .....	3	3	5	2	$\frac{1}{2}$ Pp
5. Pp × pp .....	4	0	10	5	$\frac{1}{2}$ Pp + $\frac{1}{2}$ pp
6. pp × pp .....	3	0	0	6	$\frac{1}{2}$ pp

Obwohl auch hier das Zahlenmaterial gering ist, deutet diese Tabelle stellenweise auf einen Erbgang, wie er einem einfach mendeln-

den Merkmalsunterschied entspricht, und man könnte aus diesem Resultat vielleicht den Eindruck gewinnen, dass sich die U.-E. im Sinne eines einfachen Mirabilis-Typus vererbt, dass also demnach die Annahme von nur einem Gen zur Erklärung der in ihrer Erscheinungsform auftretenden Unterschiede genügen sollte.

Wenn es gilt Beziehungen zu den MENDEL'schen Grundtypen herzustellen, ist man bei quantitativen Eigenschaften darauf angewiesen, innerhalb der kontinuierlichen Variationsreihen eine künstliche Alternative zu schaffen. Die sich ergebende Form des Erbganges ist in hohem Masse von der Lokalisation dieser Alternativgrenze abhängig. Bei der in der Tabelle 34 angewandten Methode richten sich die Zahlenverhältnisse nach der Umgrenzung der einzelnen Gruppen: »Superior«, »Average« und »Poor«. Infolgedessen erlauben die auf Grund einer solchen Einteilung gewonnenen Ergebnisse keinen unmittelbaren Schluss auf die Zahl der zugrundeliegenden Faktoren. Ausserdem ist es irreführend, den Individuen in den 3 Gruppen Superior, Average und Poor die Symbole für homozygotisch bzw. heterozygotisch allein auf Grund ihrer Rangzahl zuzuschreiben, ohne ihre Aszendenz zu berücksichtigen.

Im folgenden habe ich nun eine Methode angewandt, die es ermöglicht, die Kinder in 3 Gruppen einzuteilen, deren Grenzen für jede Familie konstant sind, nämlich die musikalische Rangzahl der Eltern.

Die Kinder wurden auf Grund ihrer U.-E.-Rangzahlen in 3 Gruppen getrennt: 1. Plusparentale — solche, die über beiden Eltern stehen, 2. Interparentale — solche, die zwischen beiden Eltern und 3. Minusparentale — solche, die unter beiden Eltern stehen. Die Kinder wurden nach Geschlechtern getrennt, ferner patropositive und matropositive Ehen gesondert behandelt.

TABELLE 35.

43 Ehen.

Klasse	V		M	
	Plusparentale	Interparentale	Minusparentale	
Geschlecht .....	♂      ♀	♂      ♀	♂      ♀	♂      ♀
Anzahl der Kinder	26      21 47	34      35 69	23      22 45	
Prozentuale Verteilung .....	29 % ± 3,6	43 % ± 3,9	28 % ± 3,5	

TABELLE 36.

36 Ehen.

Klasse	M		V	
	Plusparentale	Interparentale	Minusparentale	
Geschlecht.....	♂      ♀	♂      ♀	♂      ♀	♂      ♀
Anzahl der Kinder	18      20 38	28      35 63	14      19 33	
Prozentuale Ver- teilung.....	28 % ± 3,9	47 % ± 4,3	25 % ± 3,7	

TABELLE 37.

Messungsergebnis	Mendelsche Ver- hältniszahlen
Plusparentale: 85 = 29 % ± 2,6	25 %
Interparentale: 132 = 45 % ± 2,9	50 %
Minusparentale: 78 = 26 % ± 2,6	25 %

Das Ergebnis zeigt, dass in den einzelnen Gruppen Knaben und Mädchen gleich stark vertreten sind, und dass das Verhältnis von Plusparentalen : Interparentalen : Minusparentalen auf das Verhältnis 1 : 2 : 1 hinweist.

Entsprechend diesem Verhältnis fluktuiert also der Grad der U.-E. der Kinder um den Durchschnitt der Eltern unabhängig davon, auf welcher Ranghöhe sich dieser Durchschnitt befindet.

## ENDERGEBNISSE.

Der Grad der Tonhöhenunterschiedsempfindlichkeit wird durch Übung nicht wesentlich verändert.

Personen mit Instrumentalunterricht zeigen eine bedeutend feinere Tonhöhenunterschiedsempfindlichkeit (U.-E.) als solche ohne. Dies ist nicht als Einfluss der Übung, sondern als Einfluss der Auslese zu betrachten.

Im Gesamtmittel der U.-E. steht bei Erwachsenen das männliche Geschlecht etwas über dem weiblichen, bei Kindern das weibliche Geschlecht etwas über dem männlichen.

Kinder mit guten Schulleistungen zeigen im allgemeinen keine feinere U.-E. als solche mit schlechten.

Die U.-E. ist als Symptom für Musikalität aufzufassen. Dies gilt besonders in negativer Beziehung, indem ein geringer Grad von Tonhöhenunterschiedsempfindlichkeit einen hohen Grad von Musikalität ausschliesst. In positiver Beziehung verhält es sich so, dass ein höherer Grad von U.-E. im allgemeinen mit einem höheren Grad von Musikalität verbunden ist, jedoch bedingt ein Steigen der U.-E. nicht in demselben Masse ein Steigen der Musikalität wie das Steigen der Musikalität von einer entsprechenden Zunahme der U.-E. abhängig ist. Da also der Grad der U.-E. nicht immer einen entsprechenden Grad der Musikalität zur Folge hat, ja sogar, wie einige Forscher behaupten, eine äusserst feine U.-E. bei sonst »unmusikalischen« Individuen auftreten kann, so scheint der U.-E. als musikalischer Eigenschaft eine selbständige Bedeutung zuzukommen.

Bei steigender Musikalität der Eltern zeigen die Kinder ein entsprechendes Steigen der U.-E.

In gleicher Weise steigt auch die U.-E. der Kinder progressiv mit der U.-E. der Eltern.

Ausser dieser direkten Abhängigkeit von dem Grad der Musikalität und dem Grad der U.-E. der Eltern findet man ein in allen Gradstufen gleichmässig auftretendes Fluktuieren der Kinder um den Mittelwert der Eltern. Fasst man nämlich die Ehen aller Gradstufen zusammen und betrachtet man die Kinder je nach ihrer Stellung zu den Eltern, indem man sie in plusparentale, interparentale und minusparentale trennt, so findet man, dass sie sich auf diese 3 Gruppen im Verhältnis 1 : 2 : 1 verteilen.

Wollte man sich nun auf Grund dieser Ergebnisse für einen bestimmten Vererbungstypus für die Tonhöhenunterschiedsempfindlichkeit entscheiden, so könnte man mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit einen im Sinne der Homomerie veränderten Mirabilis-Typus annehmen, d. h.: Die Fluktuation der Kinder um die Werte der Eltern entspricht den Verhältnissen des Mirabilis-Typus, während die durchschnittliche Ranghöhe der Kinder abhängig ist von der Ranghöhe des Elterndurchschnitts, und ebenso wie diese bestimmt ist durch die jeweilig vorhandene Anzahl von gleichsinnig wirkenden Faktoren. Dabei ist die Variationsbreite der Kinder durch die Variationsbreite ihrer Aszendenten bedingt.



## ZITIERTE LITERATUR.

1. HELMHOLTZ, H. v. 1896. Die Lehre von den Tonempfindungen.
2. RÉVÉSZ, G. 1909. Ueber das frühzeitige Auftreten der Begabung. Zschr. f. ang. Psych. XV.
3. — 1913. Zur Grundlegung der Tonpsychologie. Leipzig.
4. — 1920. Prüfung der Musikalität. Zschr. d. Psych. Bd. 85.
5. RUPP, H. 1914. Prüfung musikalischer Fähigkeiten. Zschr. f. ang. Psych.
6. SCHAEFER, K. L. 1915. Einführung in die Musikwissenschaft. Leipzig.
7. SEASHORE, C. E. 1910. The Measurement of Pitch Discrimination. Psych. Monogr. No. 53.
8. — 1919 a. The Psychology of Musical Talent. Boston.
9. — 1919 b. Manual of Instructions and Interpretations for Measures of Musical Talent. New York.
10. — 1920 a. The Inheritance of Musical Talent. Musical Quarterly, 6.
11. — 1920 b. A Survey of Musical Talent in the Public Schools. Univ. of Iowa Studies of Child Welf. I, 2.
12. STANTON, H. M. 1922. The Inheritance of Specific Musical Capacities. Eug. Rec. Off. Bull. No. 22.
13. STUMPF, C. 1883—1890. Tonpsychologie. I—II. Leipzig.

# CONSEQUENCES OF MENDELISM ON THE PROBLEMS OF IN-BREEDING IN LIVE-STOCK

BY J. BAASHUUS-JESSEN  
OSLO, NORWAY

---

## I. SYSTEMATISM IN GENEALOGICAL INVESTIGATIONS.

**I**N a previous paper (BAASHUUS-JESSEN 1924) I have called attention to a new method of measuring all possible degrees of in-breeding by a very simple numeric quantity which expresses, for any ancestor, the sum total of the so-called removes.

In the present article I shall attempt to supplement the above and previous articles on this subject, particularly as regards the closest possible degree of in-breeding, and also to demonstrate the applicability of the method in the definitions of »grading» and »admixture of alien blood».

### ANCESTRAL TABLES.

It would be of great advantage in comparative genealogical researches, if generally accepted methods could be agreed upon. Among various types of ancestral tables, that shown in table 4 undoubtedly gives the best survey and is adopted by most writers, but high cost of printing, usually curtails the inclusion of many such tables in a paper. If, therefore, it could be agreed that the sectors of the table are always numbered in serial from right to left, and from the first generation to the following ones, as already practised by various authors, it would easily be possible, in future publications, to demonstrate various forms of in-breeding without resorting to these inconvenient ancestral tables. If, for instance, an ancestor is designated as No. 7 and No. 23, his position is clearly defined, see »Prince Albert» in table 4.

It is now common practice that males are placed on the right of females in ancestral tables. In zootechnical terminology the ancestors Nos. 1, 3, 7, 15, 31 etc. form the »male line», while the ancestors Nos. 2, 6, 14, 30, 62 etc. constitute the »female strain» or the direct maternal line. In a complete table, the individual on the left of the most remote generation is the first ancestress, or foundation female, after whom

the female descendants are often named. A glance at table 4 clearly demonstrates, however, that a distant foundation cow as, for instance, »Adina» see ancestor No. 62 in table 4, can be of little, if any, genetic importance in comparison with the other 61 ancestors in the table of the bull »Aron Krüger». On the other hand, several appearances of one and the same ancestor in recent and remote generations are unquestionably of great importance and the *repeated* appearance of the same ancestor is the chief thing in notions of in-breeding and line-breeding.

#### IN-BREEDING AND OUT-BREEDING.

By means of table 1<sup>1</sup> the degree of in-breeding in any pedigree can be determined by a simple calculation, no matter how complex

TABLE 1.

Remove or Generation	Total Number of Ancestors in each Remove	Ancestors	Value of each Ancestor	
			by Fraction	by Percentage
I.....	2	Parents	$\frac{1}{2}$	50
II.....	4	Grand Parents	$\frac{1}{4}$	25
III.....	8	G. G. Parents	$\frac{1}{8}$	12,5
IV.....	16	and so on	$\frac{1}{16}$	6,25
V.....	32	—	$\frac{1}{32}$	3,125
VI.....	64	—	$\frac{1}{64}$	1,5625
VII.....	128	—	$\frac{1}{128}$	0,78125
VIII.....	256	—	$\frac{1}{256}$	0,390625
IX.....	512	—	$\frac{1}{512}$	0,1953125
X.....	1024	—	$\frac{1}{1024}$	0,09765625
XI.....	2048	—	$\frac{1}{2048}$	0,048828125
XII.....	4096	—	$\frac{1}{4096}$	0,0244140625

<sup>1</sup> This and the tables nos. 2 and 3 are modified reprints of tables published in »Norsk Veterinærtidsskrift» No. 3, 1921.

are the connexions of blood-relationship. On the left side of the table the removes are indicated by Roman figures right back to the twelfth parental generation. On the right side, the values of ancestors found in any of these removes are shown both by fractions and by percentages. The sum total of the values represented by the same ancestor in different generations gives an expression of the degree of blood accumulation. It will be seen that this method of calculation is a very simple one as compared with those proposed by PEARL and SEWALL WRIGHT (1922). From a glance at an ancestral table, even a mental calculation can in many cases be carried out. PEARL's method does not express any accumulation of »blood» (see below) and, in my opinion, SEWALL WRIGHT's method is based on false premises, see section II of this article. I am unable to understand that their methods of calculation have any real bearing upon the problem of in-breeding in its strictly genetic sense, nor on systematism in genealogy.

No method of calculation hitherto proposed is of any use for the investigation of certain characters, for instance, grey colour in horses because this character, being dependent on a factor dominant to other colour factors may be traced continuously along a definite line of succession in the ancestral table, frequently through innumerable generations. Also unfixable characteristics, such as roan colour in heterozygous shorthorns have no bearing upon in-breeding. KRONACHER (1923) says: »The view of an arbitrary possibility of mixing characteristics generally, expressed by the terms  $\frac{3}{4}$  ths,  $\frac{7}{8}$  ths,  $\frac{15}{16}$  ths, blood etc. will have to be rejected». It is evident that such gradation cannot be employed with regard to simple characters such as those above mentioned where the genetic constitution is clearly defined and known. But I believe that in spite of KRONACHER's opinion, calculating methods are still justified and of real value to breeders mating their animals with a view to attain homozygosity in the transmission of *a whole series of qualities* such as good points of general conformation, height, weight, speed, beefiness, chest depth and milk yield. These qualities are presumably determined by multiple (homomeric) factors, and their genetic constitution is practically unknown. CASTLE's experiments in guinea pigs and those of PUNNETT and BAILEY (1914) in poultry show that they have succeeded in isolating definite genotypes where dominant and recessive unit factors are present in the most varied combinations. From this we may infer that the live stock breeds have been moulded through isolation of distinct genotypical combinations of factor-complexes, each differing from the others. From crossing

two, or more, breeds of mixed origin and from subsequent in-breeding, new breeds can be derived. More frequently, however, the variability among the off-spring is too pronounced and the individuals are not uniform enough for marketing purposes nor will they breed even comparatively true to type. It has long been known that in such cases, through so-called grading, good results as regards genotypical and phenotypical constancy in a whole series of qualities can easily be obtained. This clearly indicates that accumulation of certain multiple factor complexes in live stock are of paramount importance. By means of grading (see p. 200) the factors of the superior breed are successively accumulated while the factors of the primitive population, practically speaking, are eliminated.

Since in typical genealogical researches we cannot, of course, demonstrate any segregation of factors, but only deal with sectors (removes) of the ancestral tables, I have in this article, failing a better expression, ventured to adopt the generic term »blood», time-honoured in zootechnical researches, for the purpose of designating accumulation of a certain factor complex. In the terminology of genetics, this term which in most cases, no doubt, is synonymous with the notion of a certain complex of factors (see above) does not occur. In my opinion, a concentration, or accumulation, of the »same blood» means homozygosis for a comparatively great number of those factors which in an individual produces a certain type, a certain genotypical constitution, wherein a whole series of characteristics is included. According to long experience, this accumulation of »blood», i. e. a certain group of factors, is the very gist and one of the chief problems in live stock breeding. In the proper meaning of the word, according to my notion, in-breeding, as a means of fixing a certain type, must be defined as a summation, or accumulation, of a certain group of multiple factors segregated or inherited along different lines of ancestry from a common prepotent ancestor. As shown below, the difference between in-breeding and line-breeding is a matter of degree rather than of kind. Within all breeds, genealogical researches will in my opinion show that line-breeding (see table 2) always is a concomitant of what is termed pure-breeding. The breeders, whether aiming at pure-breeding or at grading, want nothing more than an accumulation of the homozygous condition of the factor complex of the best individual endowed with prepotency, no matter how this is genetically determined.

Since, therefore, as stated above in connexion with grading, such accumulation of a certain factor complex is attainable, it evidently

must be a decided advantage to a good individual that it possesses a strong accumulation, as expressed in per cent, of a common (i. e. repeatedly appearing) ancestor whose prepotency indicates that it was a homozygote in a certain factor complex as, for instance, in *AABBccDD*. For these reasons my method of calculation must be said to be well founded because it furnishes an expression of the degree of the assumed accumulation of factors. In the above factor complex we have 4 factor pairs. Now, let us assume that the breed chosen for the purpose of grading deviates from the inferior breed by 20 allelomorphs, and that a prepotent common ancestor deviates from the other individuals of the same breed by 10 allelomorphs. On this assumption it is evident that an accumulation of a certain factor complex is easier to achieve by a strong concentration than by a slight one, and that in the work for improvement the accumulation of »blood» must be the chief task, even if it is only approximately possible to form an idea of the degree of achieved homozygosis in a factor complex of an individual. Even with this limitation, the per cent-concentration in an ancestral table will in many cases be sufficient to act as a good guide for a critically disposed breeder in judging the breeding value of an animal, which is nearly perfect as regards points or capacities. It is not without reason that in all countries the breeders in mating pure-bred animals have attached great importance to the accumulation of the blood of a certain ancestor in the offspring. Hereby of course, breeders of a critical disposition duly consider the qualities of the ancestors, which they frequently know from their own observations for several generations back or can trace in stud- and herd-books of modern type. Pedigrees, however, must be studied with a good deal of critical judgement and are only to be regarded as an aid in selection.

From the presence of a definite degree of in-breeding in an individual it is evidently impossible to come to any conclusions as to whether the combination of multiple factors, determining a certain type, is in a state of corresponding homozygous balance. None of the various methods of calculation, as adopted by students of pedigrees, are capable of telling anything as to whether some few of the multiple factors are present or not which, according to the assumption, should be displayed through a greater or smaller deviation from the type of the variant whose genetic constitution is known. A keen testing of the animal and its offspring should guide the breeder in the study of this matter, and in spite of the imperfection of all methods there is every

reason to believe that, generally a strong accumulation of a prepotent ancestor in the pedigree of an individual is synonymous with a strong accumulation of its multiple factor complex.

When to draw the line between in-breeding and line-breeding, both of which represent degrees of one and the same thing, is systematically at least fixed by means of the following standard, owing to the fact that the sum total of »blood» is expressed in only one numerical figure. I would, therefore, suggest the classification made in table 2.

TABLE 2.

Sum total of at least 2 ancestors, from and including 75 per cent toward 100 per cent = close form of in-breeding.

Sum total of at least 2 ancestors, from and including 50 per cent toward 75 per cent = mild form of in-breeding.

Sum total of at least 2 ancestors, from and including 25 per cent toward 50 per cent = close form of line-breeding.

Sum total of at least 2 ancestors, from and including 1 per cent toward 25 per cent = mild form of line-breeding.

The same method has been adopted in table 3, in which the various degrees of the most frequently occurring types of in-breeding and line-breeding are demonstrated.

In table 3, the cases 8 to 13 represent the »back-cross» provided the parental individual is endowed with prepotency (i. e. a homozygote). According to WRIGHT (1923), BATES is said to have produced some of his shorthorns by means of the cases 11 and 12. These undoubtedly are cases which, in the genetic sense, come nearest to the notion of »pure lines». In my opinion, degrees of in-breeding so close, that the homozygous state in a comparatively great multiple factor complex becomes almost as stable as in the »pure lines», can approximately be reached in experiments within a strain belonging to one owner only. But no such fixation can be achieved in a whole breed because here a tendency toward out-crossing is always present (see BAASHUUS-JESSEN 1924, pp. 234 and 239). If such out-crossing did not make itself felt, the state where no further improvement were possible, would soon be reached because of the homozygosis attained through in-breeding of that particular breed. In live stock breeding, however, there is hardly any chance of this occurring because even old breeds like the shorthorns which have been closely in-bred are still flexible enough to admit of continued selection in various directions.

In table 3, the cases of in-breeding Nos. 1, 2, 5 and 7 to 13 are simple being based upon only one common ancestor, whereas cases 3, 4 and 6, all based upon more than one ancestor, are more complex.

TABLE 3.

Different Matings	N:o of common Ancestors	Percentage of In-breeding in the Offspring				Back-cross or Grading types Accumulation types
1) An individual $\times$ its half second cousin	1	6,25	+	6,25	= 12,5	
2) » » $\times$ » half first cousin ...	1	12,5	+	12,5	= 25	
3) » » $\times$ » first cousin .....	2	12,5	+	12,5	= 25	
4) » » $\times$ » double first cousin	4	12,5	+	12,5	= 25	
5) An individual $\times$ » half brother or half sister .....	1	25	+	25	= 50	
6) An individual $\times$ its brother or sister...	2	25	+	25	= 50	
7) » » $\times$ » grand child .....	1	50	+	12,5	= 62,5	
8) An individual $\times$ its child (two top-crosses) .....	1	50	+	25	= 75	
9) An individual $\times$ its offspring from case 8 (three top-crosses).....	1	75	+	12,5	= 87,5	
10) An individual $\times$ its offspring from case 9 (four top-crosses) .....	1	87,5	+	6,25	= 93,75	
11) An individual $\times$ its offspring from case 10 (five top-crosses) .....	1	93,75	+	3,125	= 96,875	
12) An individual $\times$ its offspring from case 11 (six top-crosses) .....	1	96,875	+	1,5625	= 98,4375	
13) An individual $\times$ its offspring from case 12 (seven top-crosses) .....	1	98,4375	+	0,78125	= 99,21875	

TUFF (1923) maintains that 'line-breeding' is a method of breeding which 'can be characterized by the fact that the parents of the line-bred individual possesses one or more common ancestors in an ancestral table of 4 generations'. Expressed in per cent this means that, as a minimum, the total of the accumulation must amount to 12,5 per cent. I do not agree with him in thinking that line-breeding must have taken place within the generations I to IV, and I am of the opinion that the limiting minimum must be put at a still lower figure. The question of how much the limit should be lowered cannot be answered accurately.

In breeds of horses with colours such as bay, brown and chestnut



predominating, the transmission of grey colour can easily be traced in the ancestral tables. Grey thoroughbreds as, for instance, »The Tetrarch», the Derby winner, prove, I believe, the correctness of my statement, on p. 191, regarding transmission of this colour. As a consequence of grey colour being dependent on a completely dominant factor, either the sire or the dam of a grey horse must in every case possess the same colour, a fact discovered by WALTHER (1912) and corroborated (1913) by the present writer. In a particle of a chromosome, therefore, this grey colour occurring in a single individual of a most remote generation is transmitted to a whole succession of descendants. Hence we may infer that a prepotent ancestor is able to exert influence on his descendants, not only if the prepotent ancestor appears within the generations I to IV, as TUFF claims, but also, as in the above mentioned case, when he appears in generations beyond IV.

If in the moulding of strains or breeds a definite principle of selection has been adopted, one must assume that the pure-bred ancestors in the generations I to VII, for instance, possessed many of the desired qualities which are determined by a factor complex inherited from the common progenitor in generation VII. For of course, the factors transmitted from this ancestor cannot according to WEISMANN be supposed to have become old and worn out on their passage through his descendants. If the ancestors intervening between the parents and the progenitor, on which the in-breeding is carried out, had not been individuals possessing good qualities, it is to be supposed that able breeders would not have used them for breeding purposes. I therefore believe that a remote, but strong accumulation in the generations behind IV is of greater importance than, for instance, the following degree:

$$\frac{1}{16} + \frac{1}{16} = 12,5 \text{ per cent}$$

On p. 197 an ancestral table, according to HANSSON and NANNESON (1916), has been shown for the Swedish Ayrshire bull »Aron Kruger» of the Skarhult stock. If the minimum limit is drawn according to TUFF, the percentage of in-breeding in regard to the progenitor »Ayr» would be exactly 12,5, whereas, if, according to my method of calculation, all appearances of »Ayr» back to and inclusive of generation VI is considered, the sum total percentage would be 53,125. Of this amount, 32,5875 per cent is due to remote back-crosses (see p. 198). Therefore, the requirement that the in-breeding shall have taken place within the 4th generation, as advanced by TUFF, can hardly be upheld.

A comparison of the best individuals of different breeds for the

TABLE 4.

Aron Krüger, Swedish Ayrshire bull from Skarhult									
2	Adina 14487		■ Brunn Krüger		1		■ Brunn Krüger 2326		
	6 Adina		■ Brunn Krüger		4		Blenda		
14	12		11		10		7		
	Adina		King		Blenda		Prince Albert		
30	28		23		22		13		
	Adina		Olga		Foundation cow		Queen Victoria		
62	58		53		52		31		
	Adina by ● Ayr		Venus by ● Ayr		Venus by ● Ayr		● Ayr		
60	59		54		56		34		
	Venus by ● Ayr		Foundation cow		Venus by ● Ayr		Victor of Munnoch		
61	61		57		55		35		
	● Ayr 2 by ● Ayr		Bull in Scotland		Venus by ● Ayr		● Ayr		
62	62		56		54		36		
	Adina by ● Ayr		Queen Victoria		Venus by ● Ayr		Olga		
61	61		55		53		37		
	● Ayr 2 by ● Ayr		● Ayr		Venus by ● Ayr		● Ayr		
60	60		54		52		38		
	Venus by ● Ayr		Foundation cow		Venus by ● Ayr		Venus by ● Ayr		
59	59		53		51		39		
	● Ayr		● Ayr		● Ayr		Olga		
58	58		52		50		40		
	Queen Victoria		Venus by ● Ayr		Olga by ● Ayr		● Ayr		
57	57		51		49		41		
	Bull in Scotland		● Ayr		Venus by ● Ayr		● Ayr		
56	56		50		48		42		
	Venus by ● Ayr		Olga by ● Ayr		Queen Victoria		Venus by ● Ayr		
55	55		49		47		43		
	● Ayr		Venus by ● Ayr		● Ayr 2 by ● Ayr		44		
54	54		48		46		45		
	Foundation cow		Queen Victoria		Queen Victoria		46		
53	53		47		45		47		
	● Ayr		Venus by ● Ayr		Venus by ● Ayr		48		
52	52		46		44		49		
	Venus by ● Ayr		Olga by ● Ayr		Foundation cow		50		
51	51		45		43		51		
	● Ayr		Venus by ● Ayr		● Ayr		52		
50	50		44		42		53		
	Olga by ● Ayr		Venus by ● Ayr		Venus by ● Ayr		54		
49	49		43		41		55		
	Venus by ● Ayr		● Ayr		Venus by ● Ayr		56		
48	48		42		40		57		
	Queen Victoria		Venus by ● Ayr		Venus by ● Ayr		58		
47	47		41		39		59		
	● Ayr 2 by ● Ayr		● Ayr		● Ayr		60		
46	46		40		38		61		
	Venus by ● Ayr		Venus by ● Ayr		Venus by ● Ayr		62		
45	45		39		37		63		
	Foundation cow		Olga		Olga		64		
44	44		38		36		65		
	● Ayr		Venus by ● Ayr		Venus by ● Ayr		66		
43	43		37		35		67		
	Venus		Venus by ● Ayr		Venus by ● Ayr		68		
42	42		36		34		69		
	● Ayr		Venus by ● Ayr		Venus by ● Ayr		70		
41	41		35		33		71		
	Venus		Venus by ● Ayr		Venus by ● Ayr		72		
40	40		34		32		73		
	Venus		Venus by ● Ayr		Venus by ● Ayr		74		
39	39		33		31		75		
	● Ayr		● Ayr		● Ayr		76		
38	38		32		30		77		
	Olga		Venus by ● Ayr		Venus by ● Ayr		78		
37	37		31		29		79		
	● Ayr		● Ayr		Adina		80		
36	36		30		28		81		
	Venus by ● Ayr		Olga by ● Ayr		Queen Victoria 1		82		
35	35		29		27		83		
	● Ayr		Venus by ● Ayr		Venus by ● Ayr		84		
34	34		28		26		85		
	Cow from Scotland		Olga by ● Ayr		Blenda		86		
33	33		27		25		87		
	Victor of Munnoch		Venus by ● Ayr		● Ayr 2		88		
32	32		26		24		89		
	Venus by ● Ayr		Venus by ● Ayr		Olga		90		
31	31		25		23		91		
	● Ayr		● Ayr		Prince Albert		92		
30	30		24		22		93		
	Venus by ● Ayr		Olga		Foundation cow		94		

purpose of ascertaining which of the latter possesses the strongest accumulation in regard to a very remote ancestor is of great interest since it throws light on the problem of the range of variation. In this connexion I would call attention to the calculations which I have shown in a previous paper (BAASHUUS-JESSEN 1924, pp. 232 and 234) regarding some horses of the Kladrub and Morgan breeds. In my opinion, high degree of remote in-breeding, supported by natural or artificial selection in a certain direction, is the most decisive agent in the fixing of the so-called breed character, or type. In this respect the shorthorns are probably the most characteristic example existing although, according to an investigation I have made, the statement to be found in Live Stock Journal, 1924, p. 108, to the effect that in the pedigree of a heifer the ancestor, »Champion of England», occurs 1026 times, probably is a mistake.

In the Norwegian Gudbrandsdal breed of horses, individuals raised away from their proper home frequently vary much as to type. In such cases the percentages of in-breeding are very low, and of different degrees, and the in-breeding is based upon several ancestors, each of a different line. As an example, I may quote the stallion »Skarphedin 1039» who has three distinct ancestors of the respective percentages: 15,625; 12,5; and 12,5. In this case the line-breeding appears to be the result of a fact frequently found in live stock breeding, viz. that all individuals in a breed descend from only a few progenitors (BAASHUUS-JESSEN 1924, p. 232). In many breeds of horses, according to DE CHAPEAUROUGE (1909), line-breeding (i. e. degrees below 50 per cent, see table 3) is the most commonly adopted method of breeding. To my mind, line-breeding is the least dangerous method of breeding, but hardly the method from which the greatest progress will result. At any rate, it undoubtedly entails a very wide range of variation. There is some sound reasoning behind the old proverb that casualties nowhere play such a prominent part as in horse breeding.

I have chosen the ancestral table of »Aron Krüger», shown on p. 197 only because it is particularly well suited for a general demonstration of the types of close in-breeding. The accumulation of the distant ancestor »Ayr» is due to the exceeding of the 50 per cent limit suggested for line-breeding, the total here being 53,125. In a pedigree there are, of course, as many males as females, and in generation V, for instance, there are 16 of each. The reasons for the above mentioned overstepping are to be found in the remote back-crosses already dealt with, appearing in a number of 6 in all. In the fixing of the short-

horns, however, a still greater accumulation can be shown. From DE CHAPEAUROUGE may be quoted that the shorthorn bull »Belvidere», once belonging to BATES, the famous English breeder, was in-bred on the progenitor »Favourite» to the extent of  $\frac{6}{16} + \frac{8}{32} + \frac{4}{64} = 68,75$  per cent., and that the cow »Restless» was in-bred on the same progenitor to the extent of  $\frac{2}{8} + \frac{6}{16} + \frac{3}{32} + \frac{1}{64} + \frac{1}{256} = 73,828125$  per cent.

From a theoretical and genealogical point of view we may say that the numeric quantity which remains upon deduction of the percentage of in-breeding from 100 represents the degree of »out-breeding». For the following reason this expression need not be synonymous with »outcrossing» which term in live stock breeding as well as in the genetic sense stands for a comparatively great disagreement in outward appearance between the animals mated *inter se*. When the same principle of selection has been applied for a longer time within a breed, the representatives of different lines will frequently exhibit identical qualities to some extent, from which we may infer that at least some of the factors are the same in different strains.

The number of ancestors are reduced as a consequence of in-breeding. In calculating the degree of in-breeding this reduction is of no great importance. As shown by Mendelism, the same value, or importance, can hardly be attached to a remote ancestor as to a recent one. On the supposition that the common ancestor is endowed with prepotency, males coming from a back-cross of 75 per cent in the generations I and II are evidently better qualified for fixing a type in a herd than are males coming from a single back-cross of 18,75 per cent in the generations III and IV. The significance of remote back-crosses presumably increases proportionately to their number, and the accumulation of »blood» becomes of course greater still, if simultaneously with the remote back-cross, still more appearances of the same progenitor occur in other sectors of the ancestral table, see pedigree of »Aron Krüger». The strength of the method of calculation here proposed is particularly found in the fact that it gives an expression of the amount the progenitor contributes to the accumulation, this being greater the closer the progenitor is related to the in-bred offspring. If in the pedigree there is a strong accumulation of a remote ancestor, this also finds its due expression on account of the »blood» being summed up. Evidently, the main task is a calculation that introduces different values of the ancestor in question according to

whether he (or she) appears in remote or recent generations. The purpose of the calculation of the degrees of in-breeding is not to ascertain the loss of ancestors (in German Ahnenverlust), i. e. the difference between the greatest possible number of ancestors within a certain number of generations and the actual number as reduced by the in-breeding process. On the contrary, the purpose is to determine the probable accumulation, in a descendant, of the factor complex of a prepotent ancestor.

### GRADING.

From a genetical point of view there can be no difference between back-cross-in-breeding and grading, provided, as a theoretical supposition, that in both cases breeding is carried on from individuals with identical genetic constitution within a pure-bred strain and a population of mixed origin, respectively.

In-breeding may be characterized as an accumulation, in an individual, of the *factor complex of an ancestor*, and grading may be characterized as an accumulation, in the animal bred according to this method, of the typical *factor constitution of a breed*. Thus, there are certain points of resemblance between these methods of breeding. A difference, on the other hand, is to be found in the fact that the range of variation is usually greater in the progeny of animals bred according to the grading method than in the offspring from parents of a pure breed in which close inbreeding has been practised. When grading has been carried on for a sufficient length of time, the offspring must of necessity also become line-bred in respect of common ancestors of that breed with which the crossing was made. Certain breeds as, for instance, the wild English park cattle, shorthorns, Hereford cattle and the red and white Swedish cattle have the reputation of rapidly transforming, through grading, a stock lacking in breed character, or type, into a more uniform one. It is probable that, apart from dominance this prepotency is due just to the influence of ancient in-breeding practised in these breeds.

As a measure of the degree of grading, my method of calculation can be adopted to advantage. The pedigree rules of several breeds stipulate that, in order to be qualified for entry into the stud- or herd-book, the individual must be graded up with 4 top crosses, i. e. that sire, sire of dam, sire of granddam, and sire of granddams dam. (See table 4, ancestors in the series Nos. 1, 5, 13 and 29, see also table 3, case 10.) In all  $\frac{15}{16}$ , or 93,75 per cent, of the »blood», must be

from one breed, only  $\frac{1}{10}$ , or 6,25 per cent, of the »blood» from another, or unknown, breed being tolerated. In case one, or more, of the above male ancestors are themselves graded-up animals, the difficulty arising heretofore, from the lack of a terminology for the admixture of alien blood, is easily overcome by the adoption of my percentage method. In complicated genealogical researches, where other methods present the case but indistinctly, the above method can be applied with ease and with precision as to the result. Thus,  $\frac{1}{16}$  admixture of foreign blood is the same as  $\frac{2}{32}$ , or  $\frac{4}{64}$ , etc., the sum total in all cases being 6,25 per cent, see table 1.

#### ADMIXTURE OF ALIEN BLOOD.

In the ancestry of two of the great progenitors of the Norwegian Gudbrandsdal breed of horses there appears a thoroughbred stallion »Odin» (by Partisan out of Rachel) exported from England in 1834. The Gudbrandsdal breed may now be described as a smaller draught horse of »cold-blood» (occidental) type. From time to time, however, individuals with some character of »hot-blood» and trotting gift emerge as, for instance, the stallion »Skarphedin», born 1910, mentioned on p. 198. In order to throw light upon the admixture of foreign blood I calculated the appearances of »Odin» in the pedigree of »Skarphedin» back to generation XII, by means of table 1. »Odin» appears 17 times in all, and his percentage is  $\frac{1}{256} + \frac{4}{512} + \frac{2}{1024} + \frac{4}{2048} + \frac{6}{4096} = 1,7$  per cent. If qualities such as »hot-blood» and trotting gift are controlled by recessive factors, as I believe, then a calculation such as the above will in some cases undoubtedly prove of interest.

## II. THE CLOSEST POSSIBLE FORM OF IN-BREEDING IN ANIMALS.

ARISTOTLE says that stallions mate with their dams and daughters, and that a stud-farm reaches perfection, only when the stallions are mated with their own descendants. (Acc. to PUSCH and WEBER 1912.)

Most breeds have undoubtedly been developed from in-bred individuals of populations of mixed origin. In-breeding, as a rule, has transmitted a certain factor complex governing qualities of additional economical value, from one individual to several animals in the owners stud, herd or flock. Live stock history demonstrates that breeds first originate as new strains, usually only within one, or few, in-bred herds.

Where upon, the males of such a new strain transmit their factor complex to the neighbouring herds by mating with females of those herds, the strain character being hereby worked up through grading. In other cases, females of the new strain, served by males of that strain, are sold whereby a certain factor complex is spread through pure-breeding and is transmitted in a safer way than through grading. Since a breed may be moulded through pure-breeding, or interbreeding in some cases, and through grading in other cases, generally many female strains in proportion to but few male lines arise in the breed, see table 4, the different lines being characterized, as a rule, through small deviations from the common type of the breed. In this way the strain spreads and soon comprises the larger part of a parish or a still larger district. It is from the very first beginning always a good reputation that causes the propagation of a breed, or strain, outside its own neighbourhood. What is sold and bought is in reality a certain factor complex which the breeders isolate through avoiding crossings between in-bred animals of their new strain and animals belonging to other strains. That, at an early stage, breeders have raised the claim of »closed registers» which always, practically speaking, entails a slight line-breeding of the future animals of the breed in question, further: that able breeders in selecting their breeding animals have attributed decisive importance, to conservation of the breed character, to the »accumulation of blood from a certain ancestor», shows the great significance of isolation in the in-breeding problem. Indeed, »splendid isolation» is an expression that is very characteristic of the effect of systematically practised in-breeding.

SEWALL WRIGHT asserts regarding brother and sister matings in successive generations:

- a) That this method leads to homozygosity, automatically and more rapidly than any other method of in-breeding<sup>1</sup>.
- b) That a heterozygous population by means of this method can be split up into various homozygous lines.
- c) That by this method inferior types, usually determined by a recessive complex of factors, will be sorted out, while superior individuals,

---

<sup>1</sup> See WRIGHT 1922, Bulletin 1121, p. 47. On this matter, WRIGHT has contradicted himself I think. He says (1920): »A type is fixed most rapidly when matings are made between selected brothers and sisters», and in the same essay, p. 39 he also says: »Speaking generally, the continued use of a sire of proved prepotency is the most rapid method of fixing his type».

which have stood this acid test, should prove a suitable material for the breeders.

TUFF maintains that WRIGHT's method of calculation of the degrees of in-breeding is probably the most correct because it is founded on experiments and calculations made to decide which system of breeding leads most rapidly toward homozygosity.

If, now, WRIGHT's premises are incorrect, our views of the nature of in-breeding, and of its systematism, have to be changed. Commenting on the coefficient of inbreeding proposed by himself WRIGHT says (1922) that an individual produced by continued brother and sister matings in three generations has a coefficient of 50 per cent, and that on the other hand an individual produced by continued parent-offspring mating in three generations (see type 9 of table 3 in the present article) has a coefficient of only 43.8. If that which I have termed »back-cross-inbreeding» be recognized as the closest form of inbreeding, the latter percentage is evidently a fallacious one. In a previous paper (BAASHUUS-JESSEN 1924, pp. 231 to 240) I have disputed his theory, and I maintain that back-cross mating is the closest possible form of in-breeding. Below, I present further evidence corroborating this statement.

If in several successive generations, certain types of brothers and sisters, each of identical genealogical value as, for instance, the groups 1 to 9 of table 3, be mated *inter se*, then, a calculation by my method of the degree of in-breeding will give the following result. The accumulation of »blood» from a common ancestor will not be increased, in any of the litters, but will remain constant, no matter how often the mating of brothers and sisters *inter se* is repeated. One or more back-crosses to an ancestor are required to increase the percentage of »blood», and, in my opinion, one or more back-crosses to a prepotent male descendant of the common ancestor are required to create uniformity in such a litter. The prospect, however, of the segregating out of an individual, homozygous in respect of a series of qualities, would appear to be greater by mating *inter se* brothers and sisters of type 9 than of type 1.

If any kind of mating *inter se* of brothers and sisters is at all appropriate in live stock breeding, it appears to be logical that the inbreeding types Nos. 3, 4 and 6 of table 3 must be the least profitable, because they are based on more than one ancestor, whereas types Nos. 5, 7, 8 and 9, being based on one ancestor only, must be more suitable for the purpose. In a previous paper (BAASHUUS-JESSEN 1924) I have



called attention to the fact that brothers and sisters frequently vary in type and that their prepotency is indicative of distinctive factor complexes carried in each of several brothers and sisters. The inference, therefore, to be drawn from this must be that, from a strictly genetical point of view, mating of brothers and sisters *inter se* entail cross-segregation in stead of consolidation, the latter being what breeders are aiming at in practising in-breeding. Uniformity, not variation, is what one wants to obtain by *in-breeding*. Variation, on the other hand, is obtained through *out-breeding* and *out-crossing* with other lines of ancestry or with an individual of another breed respectively. If this statement of the main principles is not accepted as correct, it will be difficult ever to systematise in-breeding.

In my opinion, what makes the problem of in-breeding so difficult is the complex types of in-breeding based upon several ancestors, each of different ancestry and, probably also, each representing different genotypes. We call this in-breeding (see statement on p. 198 regarding »Skarphedin» 1039), but in reality I think, it is a form of out-breeding or out-crossing. This is well worth considering. The difficulty is that we are unable to determine whether a quality has segregated as a consequence of in-breeding or of a remote out-cross. From the notion of in-breeding, the types Nos. 3, 4 and 6 of table 3 ought to be excluded because they represent a dilution, not a concentration. No greater biological importance can be attached to mating brother and sister than to mating half brother and sister. The problems of in-breeding and out-breeding will become much simplified if this line of thought be accepted. In man, mating of parent and child, or brother and sister *inter se*, has for religious and ethical reasons been called »incest». Ethics, however, never existed among the pioneers in live stock breeding, as regards their animals, their chief aim being to fix distinguished types, and this, no doubt, will still in the future remain the principal object of in-breeding.

The experiments carried out by PUNNETT and BAILEY throw a good light on these problems. In my opinion, an individual which is a typical  $F_1$ , in genetic respects can never form the starting point in in-breeding. As such, a homozygous (prepotent) individual of the  $F_2$ -generation is always necessary. Let us assume that in PUNNETT and BAILEY's experiments large »Goldpencilled Hamburger» and small »Sebright Bantam» represent two multiple factor complexes, both created through in-breeding, but being different. The offspring from these (the  $F_1$ -generation) is, then, a result of an out-crossing. The two

new types, segregating in  $F_2$ , the one being larger than »Hamburger» and the other smaller than the »Bantams», are the result of a re-combination following the preceding out-crossing, and both types represent improvement, if heavy weight, or light weight respectively, is the quality wanted for selection. The factor complexes on which the two new types are based can, of course, be preserved and fixed through in-breeding only. On a new crossing it is highly probable that the homozygous factor complex of these new types would immediately become disturbed and be brought out of the factor-equilibrium which determines their type. The starting point in every improvement by means of inbreeding must always be the best animal in respect of points, physiological or mental capacities, the individual in addition being endowed with prepotency. In live stock breeding, as a rule, such an individual will be representative of an entirely *new* type which, in genetic respects, corresponds to a homozygous individual of the  $F_2$ -generation. I believe that only a factor complex which determines a newly formed homozygous type in the  $F_2$ , or one of the successive filial generations, can form a starting point of in-breeding in its strict sense. In zootechnical respect, on the contrary, mating of two homozygous, but genotypically different,  $P_1$  individuals, of two heterozygous  $F_1$  individuals, cannot constitute any form of in-breeding. While some authors as, for instance WRIGHT, consider *segregation of different types* from the  $F_1$ -generation to be in-breeding, I am inclined to believe that this view is an erroneous one, and essentially incompatible with the notion of in-breeding in the zootechnical sense.

According to DE CHAPEAUROUGE (1912), COLLING, when founding at the end of the 18th century his famous shorthorn strain, acquired beefy breeding animals of a certain type. There is, however, no trace of evidence that he acquired individuals of extremely different types as, for instance, dairy cattle and beef cattle, and that in the following  $F_2$ -generation he came into possession of an assortment of many distinct types, from which he chose the most ideal one. From this classical case we may infer that continued mating of brothers and sisters from a heterozygous population, whereby extremities of different types are segregated, has had no bearing upon the notion of in-breeding in its zootechnical sense. The fact that mating of brothers and sisters has been put to the fore in the discussion on the problem of in-breeding has caused much of the prevailing confusion of ideas, I believe. The following statement from Live Stock Journal, August 1, 1924, concerning the Cattle Breeders Conference, Edinburg 1924 refers

to continued mating of brothers and sisters for an indefinite period, and shows well, I think, the breeders' opinion in this matter: »All that can be said in answer to that is that it is to be hoped that no modern breeder will be so foolish as to try it on with a high-class herd».

In-breeding can only be back-cross-in-breeding by means of a homozygote, or »accumulation» of a certain factor complex, inherited from a homozygous individual through several of its descendants. These may certainly be heterozygotes in multiple factor complexes determining some of a whole series of qualities (see p. 191) but less so, however, than what is generally considered to be a typical  $F_1$  individual. In spite of the circumstance that in genetic respect there can be no difference between grading and back-cross-in-breeding, still, in practical live stock breeding there is a great difference between these two methods. *Grading* is always carried out by means of a homozygous individual whose factor complex has been transmitted to many other individuals of the same breed, while *back-cross-in-breeding* must be practised by means of a new-formed factor complex occurring in a particularly prominent individual, who suddenly emerges within a strain. To practise grading is, of course, easier than to make use of back-cross-in-breeding. The latter method has been employed particularly by old English breeders.

From photographs shown on plates I to IV accompanying SEWALL WRIGHT's essay (1922, Bulletin 1090) it is evident that in the litter of guinea pigs which was »in-bred» through continued brother and sister matings extending over 12 to 19 generations there still exists a very great variation in the patterns of colour. On plate IV a pair of guinea pigs and their parents, grand parents and great grand parents are shown. From this and also from the other photographs it appears in my opinion, that uniformity which should have been a result of homozygosis, as automatically attained through the practised in-breeding, does not exist. WRIGHT says that »there is little, if any, genetic variation left in this stock. The variation in pattern which exists seems to be due to non-transmissible irregularities in development . . . Note the large amount of nongenetic variation in amount of white». His line of argumentation appears to me so vague in the above mentioned case that there is every reason to dispute his assertion of continued brother and sister matings automatically leading to homozygosis. If characteristics such as colour and white markings are not determined by certain factor complexes, evidently analysis of any characteristics, and subsequent critical test of same, will be rendered impossible.

FUNKQUIST and BOMAN (1923), amongst others, are inclined to take the view that white markings in cattle are genetically determined. They admit, however, that it is difficult to fix some of them. Also FRANCIS PITT thinks that the white markings in the Hereford cattle is determined by certain unit factors. The guinea pigs shown in WRIGHT's photos vary greatly not alone as regards placing and extent of the white markings, but also as regards intensity, and number of the dark colours! On plate I, the male is three coloured whereas his sister is only two coloured. The fact that the individual No. 1 from left on plate IV has practically speaking the same white facial marking as his great grand child, viz. No. 2 from right, would indicate that the variation may be genetically determined. The above quotations from WRIGHT must, I think, be considered as an admission that no homozygosis as regards colour, a quality easily to be tested, has been attained through continued brother and sister matings, which ought to have been proved.

Breeders do not wish several good homozygous types in a breed, as WRIGHT thinks, but only for one, viz. that one embodying the ideal type of the breed, which aims at satisfying some practical requirement. The above example, taken from PUNNETT and BAILEY's investigations (see p. 205), also throws light on this question. It is evident that within the same breed far-seeing breeders want either the large type or the small. We may safely conclude that they do not want both because, then the range of variation in a breed would become too great.

I further doubt whether through in-breeding it is possible to sort out the inferior individuals of a herd and to retain the good ones. Most breeders are likely to object to such an experiment because the economic result would undoubtedly prove discouraging. It is hard to believe that old English breeders such as BAKEWELL, COLLING and BATES, or the Swedish breeders later on, succeeded in sorting out so many absolutely inferior animals. If we assume that the segregations of inferior animals amounted to 25 per cent of all births at the beginning of their breeding experiments, it must have made these men hesitate to continue the use of in-breeding as a method of improvement. The aim of in-breeding and line-breeding appears to me to consist only in fixing desirable qualities in a whole strain as soon as they appear in a single individual, but not in causing segregation of inferior types for the purpose of rejecting some of the progeny.

In recent breeding of Telemark cattle, WRIEDT (1925) has shown that a certain type of malformations, conditioned by a combination

of recessive lethal factors, are frequently segregated if the blood of a definite bull appears in their paternal and maternal line of ancestry. According to WRIGHT's and TUFF's views of this question, I presume, the Telemark breed would be a good example of one that, on account of previously practised in-breeding, should have been culled to avoid the risk of continued in-breeding. In my opinion, the appearance of the above mentioned calves proves that culling of a strain for defects or weaknesses, by means of close in-breeding as advocated by WRIGHT, cannot be carried out in practice. The remedy in this case is evidently out-breeding, not in-breeding.

Continued brother and sister, or half brother and sister matings, as recommended for the above purpose by SEWALL WRIGHT as well as by TUFF, will soon prove inapplicable, both for the reasons mentioned on p. 204 and because it is not at all certain that in every generation such a superior male is segregated as to satisfy the ambition of even a very moderate breeder in his efforts for improvement. The degree of in-breeding must be judged by the method of breeding that results in improvements and uniformity, not by the system of mating that results in segregation of different types, i. e. variation.

### CONCLUSIONS.

In particular, I would draw attention to the fact that an overstepping of the 50 per cent limit (see p. 196, 198 and 199) by means of several remote »back-crosses» is undoubtedly of great importance as it probably prevents the future range of variation from becoming too great. A wide variation, from the very foundation of a breed, will result, I believe, in a subsequent segregation of many inferior types, and in a lack of constancy. With the above mentioned overstepping of the 50 per cent limit, however, it is highly probable that the factor complex of the prepotent common ancestor will become preponderant and will be transmitted along many lines of descent, whether the factor complex be determined by dominant or recessive factors. When, in such in-bred strains, a descendant appears (see the back-crosses with regard to the bulls »Bruun Krüger» and »Ayr 2» in the pedigree of »Aron Krüger», shown in table 4) which is as valuable as, or superior to, the progenitor, the breeder should always, particularly if the new individual is endowed with prepotency, try to fix its valuable factor complex by mating it with its children (back-cross). The reasons for this are that the factor complex of the valuable descendant in certain cases may originate from the common progenitor in

question, while in other cases, I believe, it is just as probably a result of a real and advantageous new combination of the good factors of the progenitor plus some factors which the progenitor did not possess, but which have segregated out from some other line of the pedigree, see my comments on the experiments by PUNNETT and BAILEY on pp. 191 and 204. Be this as it may, the above method has at all events the advantage that it can be practised, as proved several times during the history of live stock breeding, whereas continued brother and sister, and half brother and sister mating, practically speaking, cannot be practised in actual live stock breeding (see BAASHUUS-JESSEN 1924, p. 231). Wholesale improvement of a stock can be obtained by grading as well as by thorough in-breeding, and this must be considered an advantage. For breeders it will be natural to adopt back-crossing because, as a rule, a superior male produces more prominent daughters than it has prominent sisters. It is quite another matter, I think, that occasionally a brother and sister, both superior and of the same type, the one supplementing the other in defects and good points in one or more qualities, may be mated, provided they issue from a high degree of ancient in-breeding. Possibly a favourable combination may result from such a mating, and this new combination may then be fixed by means of subsequent back-crossing.

In-breeding, therefore, should in the first place aim at fixing a preponderance of certain unit characters, once these appear in an individual of the stock. In every breed, it is undoubtedly of great importance that the individuals comprising the breed can show in their pedigrees a large percentage of in-breeding based upon the best individuals of the same line; the result of this procedure being a great uniformity of the desirable qualities.

An unquestionable advantage of close in-breeding during the foundation of a breed is, in my opinion, that by means of a moderate out-breeding which is always easier to practise than close in-breeding (see BAASHUUS-JESSEN 1924, pp. 234 and 239) the factor combinations can be varied to some extent in succeeding generations without entire loss of the type created by the original close in-breeding. According to experience in horse breeding, as attained by DE CHAPEAUROUGE (see p. 198) the type can to a considerable extent be maintained by means of more or less close degrees of line-breeding, see table 2, and this, in many cases, must be of great advantage, for instance, if defects should prove to segregate through close in-breeding.

In horse breeding a slight percentage of line-breeding is, as a rule,

encountered. The line-breeding has, in this case, far oftener than not, been carried out unconsciously. The closer degrees of in-breeding in cattle, as mentioned on pp. 198 and 199, on the other hand, have undoubtedly been adopted quite consciously. According to HANSSON and NANNESON, close in-breeding and back-crossing have been practised in the moulding of the Swedish Ayrshire and the Swedish red and white cattle. WRIGHT (1923) states that BATES', the famous English breeder, greatest triumph was when he raised the bull 'Duke of Northumberland' from a back-cross based on 'Belvidere' (see p. 199). 'Belvidere', again, was the offspring of a brother and sister mating. Because back-crossing was not carried out with any of the parents, the conclusion appears to be justified that, in the opinion of BATES, none of them were ideal (see BAASHUUS-JESSEN 1924, p. 235, tenth line from below). The best result, evidently, was reached through that back-crossing with 'Belvidere' from which 'Duke of Northumberland' sprung. It is further noteworthy that 'Sir David' also, the great progenitor of English Hereford cattle, was the offspring of a back-cross. Regarding this bull HOUSMAN (1915) states: 'The influence of 'Sir David' as a sire proved to be one of those extraordinary powers which in the histories of breeds occasionally rise up, far beyond the expectations of the breeders from whose herds they come forth'. The sire of 'Sir David', however, does not appear to have been so closely in-bred as the sire of 'Comet' (see BAASHUUS-JESSEN 1924, p. 233) and the sire of the 'Duke of Northumberland'. I am inclined to believe that the well-known pattern of the Hereford cattle, which is probably one of the most constant colours known, owes its existence to ancient and close in-breeding. The factors conditioning this characteristic pattern with its many different white markings were most probably fixed casually together with the factor complex which determines the good qualities of the breed as beef cattle. FRANCIS PITT states that deviations from the characteristic pattern still occasionally occur in certain families, but also that many families breed true to it, never throwing off either dark or white variations. The fact that a whole breed in which a whole series of different, but quite constant, white markings prevail<sup>1</sup> can

<sup>1</sup> As an example may be mentioned that, according to FRANCIS PITT, among all types of white markings occurring in the breed, only the white face appears to be transmitted dominantly to uniformly red and black cows of other breeds. Another complex of qualities, also determined amongst other things by dominantly inherited factors, is the pattern of the white English park cattle which has been in-bred for centuries. By crossing, this breed transmits its type of colour with great constancy.

present a more uniform appearance of colours than that attained by WRIGHT in his laboratory experiments with guinea pigs, a material much better suited to experimental work than cattle, is suggestive of the error of his theory of automatic fixation through in-breeding by continued brother and sister matings. If this is so, the consequence would be that his method of calculation is also incorrect.

In ponies, what particularly determines their small size is undoubtedly a recessive factor complex. In-breeding, therefore, has been practised to a great extent within these breeds in order to keep the size of the animals below a certain limit. The following statements in the joint publication by BLEW, DIXON, FLEMING, and SHAW (1894) are evidently in strong support of the views which I am advocating. »The very history of the most famous varieties, be they Dartmoor or Exmoor, New Forest or any other, confirms the accuracy of the statement<sup>1</sup>, and it usually occurs that a change of blood at once has the result of raising the height and increasing the substance of a strain, and continues to do so until by systematic 'sibbing' the effect of the new blood has worn itself out in this respect. Considerable differences of opinion exist as to how these in-breeding operations should be conducted, but speaking generally, it is more advisable to breed father to daughter and mother to son than to adopt the cross of brother and sister<sup>2</sup>». In the comments on »Sir George», the hackney pony stallion, it is stated: »The female offspring were in due time mated with their sire and threw foals, which showed Hackney characteristics in far more marked degree than did their dams».

The point of in-breeding in live stock consists, in my opinion, in the accumulation of a certain quality complex by means of back-crossing. The method of calculation, described in section I, furnishes a numerical expression of such accumulation. Several of the old creative breeders in England kept their methods a close secret. In other cases, fortunately, the method of procedure is known. I believe, however, that the views, which I have advocated in this article, coincide in the main with the old English breeders conception of the question of in-breeding, and that their method is well worth testing in our days.

<sup>1</sup> The statement referred to is that in-breeding has to be practised in order to maintain smallness of ponies.

<sup>2</sup> It cannot be correct to practise this method of mating unless the sire be prepotent (see BAASHUUS-JESSEN 1924, p. 235).



### III. LINES OF RESEARCH.

WATSON (1924) states on in-breeding and out-breeding: »There are few questions on which the ideas of practical men differ more widely. Many Dairy Shorthorn men studiously avoid in-breeding. Black-faced Sheep men generally do the same. Some breeders regard it as objectionable as a rule, but practise it on occasion. Clydesdale men as a body are rather strong believers in line breeding — a kind of compromise between the two possible extremes. A learned German, who has studied the question as applied to our English thoroughbreds, concludes that the best average result in the breeding of racecourse winners have been obtained from mating animals that were related in the degree of second-cousinship, rather wide line breeding. Aberdeen Angus men often inbreed quite closely, and do not object upon occasion to mate a bull with his own progeny. Again, many good Border Leicesters have been produced from halfbrother—halfsister matings and others as close. And so one might go on multiplying illustrations of almost every conceivable gradation of practise. It, therefore, cannot be said that Stock-breeders as a body have been able to formulate any general advice that would be good under all circumstances».

This statement proves that scientific researches are evidently much wanted in live stock breeding. It is possible that there is some underlying reason why breeders of animals of various species and breeds have endeavoured to maintain a certain balance between percentages of in-breeding and of out-breeding in order to keep up a certain standard of qualities determined by multiple factors. But it is also possible that the breeders aversion for in-breeding in many cases is due to superstition. APPEL (1923) says: »I am not wrong in saying that we cannot go further without in-breeding . . . I think we have too many years considered in-breeding not to be good». Not only in Denmark, Mr. APPEL's native country, but also in other countries, in-breeding has come to be regarded as something like a kind of trespassing on the fields of nature, which the breeders fear. If the saying: »No search, spooks, search, no spooks» is applicable anywhere it is without doubt in the domain of in-breeding.

In live stock breeding, the problems most urgently requiring investigation appear to be:

First, to ascertain which characteristics are determined by ordinary dominant and recessive factors, which by being heterozygous are unfixable, and which are determined by sex.

Secondly, to ascertain which useful or detrimental qualities are presumably determined by multiple factor complexes fixed through in-breeding, and further the percentages of in-breeding in the animals subjected to such experiments.

It is beyond doubt that close in-breeding can lead to fixation of detrimental qualities, presumably determined by multiple factors. On the other hand, it is also unquestionable that, as proved by the examples of close in-breeding quoted in my articles, this danger has been exaggerated, a danger which in many cases can be prevented by means of out-breeding.

#### LITERATURE CITED.

1. APPEL, A. 1923. Internationaal Congres voor Rundveeteelt. The Hague 1923, p. 109.
2. BAASHUUS-JESSEN, J. 1913. Skimlete farver hos norske hester. (Roan and grey colours in Norwegian Horses.) Tidsskrift for det norske landbruk, Oslo.
3. - 1924. Some Remarks on the Principles in Inbreeding. Hereditas V.
4. BLEW, DIXON, FLEMING, SHAW. 1894. Light horses. Breeds and management. Live Stock Handbooks. London, p. 142 and in edition 1919 p. 148.
5. CASTLE, W. E. Quoted in BARCOCK and CLAUSEN. 1918. Genetics in Relation to Agriculture.
6. CHAPEAUROUGE, A. DE. 1909. Einiges über Inzucht und ihre Leistung auf verschiedenen Zuchtgebieten. Hamburg.
7. - 1912. Die Sage von der Galloway-Kuh und deren tatsächliche Stellung zur Shorthorn-Zucht. Berlin.
8. DARWIN, CH. 1868. Animals and Plants under Domestication. Edition London 1905. Vol. II, p. 118.
9. FUNKQUIST, H. und BOMAN, N. 1923. Vererbung weisser Abzeichen bei Rindern. Hereditas IV, p. 65.
10. HANSSON, N. och NANNESON, L. 1916. Husdjurslära. Stockholm, p. 127.
11. HOUSMAN, W. 1915. Cattle. Breeds and Management. Live Stock Handbooks. London, p. 110.
12. KRONACHER, C. 1923. Welche neue Meinungen über die Erblchkeitslehre müssen für die Viehzucht als bedeutungsvoll angesehen werden? Internationaal Congres voor Rundveeteelt. The Hague 1923, p. 117.
13. PEARL, R. Quoted in BARCOCK and CLAUSEN. 1918. Genetics in Relation to Agriculture.
14. PITT, FR. 1920. Notes on the Inheritance of Colour and Markings in Pedigree Hereford Cattle. Journal of Genetics. Vol. 9.
15. PUNNETT, R. C. and BAILEY, P. G. 1914. On Inheritance of Weight in Poultry. Journal of Genetics.
16. PUSCH und WEBER. 1912. Die Verwandtschaftszucht, behandelt auf Grund züchterischen Versuchen. Berlin 1912, p. 6.

17. TUFF, P. 1923. Die Wirkung und Bedeutung der Auslese und Inzucht für die Rindviehzucht. Internationaal Congres voor Rundveeteelt. The Hague 1923, p. 123.
18. WALTHER, AD. R. 1912. Beiträge zur Kenntnis der Vererbung der Pferdefarben. Hannover 1912, p. 33.
19. WATSON, J. A. S. 1924. Some Aspects of Animal Breeding. Journal of the Yorkshire Agricultural Society, p. 43.
20. WRIEDT, CHR. 1925. Lethal Factors in Animals. Proceedings of the Scottish Cattle Breeding Conference. Edinburgh 1925, p. 50.
21. WRIGHT, SEWALL. 1920. Principles of Livestock Breeding. Bulletin No. 905.
22. — 1922 a. The Effects of Inbreeding and Crossbreeding on guinea pigs. Bulletins Nos. 1090 and 1121. United States Department of Agriculture.
23. — 1922 b. Coefficients of Inbreeding and Relationship. The American Naturalist.
24. — 1923. Mendelian Analysis of the pure Breeds of Livestock. Journal of Heredity, p. 405.

— —

# EIN ART-BASTARD IN DER GATTUNG LAMIAM

VON A. MÜNTZING  
INSTITUT FÜR VERERBUNGSFORSCHUNG, SVALÖF

---

IM Frühjahr 1925 wurde eine Serie von Kreuzungsversuchen zwischen *Lamium purpureum* L., *L. hybridum* VILL., *L. intermedium* FR. und *L. amplexicaule* L. begonnen. Irgendwelche sicheren Hybriden zwischen diesen Arten sind bisher weder in der Natur angetroffen noch experimentell dargestellt worden; ein naher genetischer Zusammenhang zwischen denselben wurde indessen von mehreren Verfassern vermutet. Gewöhnlich werden *L. hybridum* und *intermedium* als hybridogene Zwischenformen zwischen *L. purpureum* und *amplexicaule* betrachtet. *L. hybridum* und *intermedium* sollten durch Kreuzung zwischen *L. purpureum* und *amplexicaule* entstanden und zu selbständigen Arten »fixiert« worden sein.

FOCKE (1881) schreibt z. B.: »Zwischen *L. purpureum* L. und *L. amplexicaule* L. gibt es zwei Zwischenformen: 1) *L. intermedium* FR. und 2) *L. hybridum* VILL. . . . Man hat sie eben so oft für Bastarde wie für echte Arten erklärt.« LINDMAN (1918) stellt *L. hybridum* als selbstständige Art auf, schreibt aber: »*L. intermedium* FR. (*L. amplexicaule* × *hybridum*?)«.

Es dürfte also wünschenswert sein, experimentell zu untersuchen ob es möglich ist, Bastarde zwischen den genannten Arten darzustellen und ob es durch Kreuzung zweier *Lamium*-Arten wirklich möglich ist, eine dritte Art zu synthetisieren. Ich habe deshalb zwischen diesen Arten Kreuzungsversuche ausgeführt und zwar in allen 12 denkbaren Richtungen, nämlich:

<i>purpureum</i>	×	<i>hybridum</i>	(30)	<i>hybridum</i>	×	<i>purpureum</i>	(25)
»	×	<i>intermedium</i>	(20)	»	×	<i>intermedium</i>	(20)
»	×	<i>amplexicaule</i>	(35)	»	×	<i>amplexicaule</i>	(30)
<i>intermedium</i>	×	<i>purpureum</i>	(25)	<i>amplexicaule</i>	×	<i>purpureum</i>	(30)
»	×	<i>hybridum</i>	(20)	»	×	<i>hybridum</i>	(20)
»	×	<i>amplexicaule</i>	(15)	»	×	<i>intermedium</i>	(10)

(Die Zahlen in den Klammern geben die Anzahl in jeder Kreuzungsrichtung gekreuzter Blüten an).

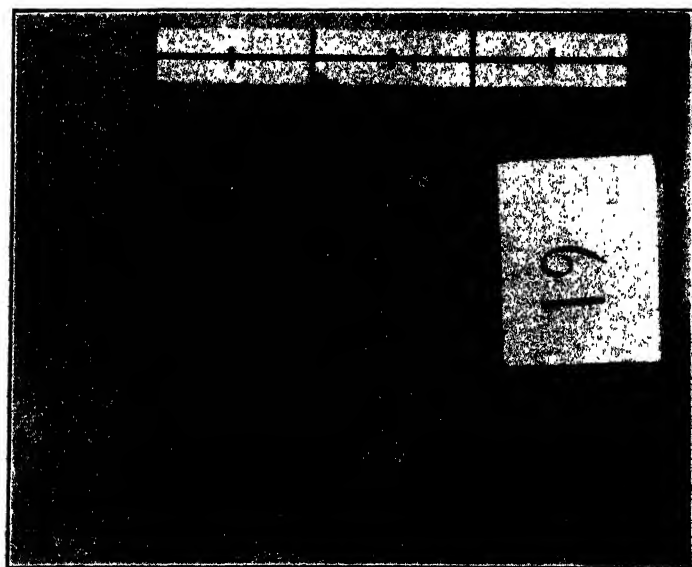


Fig. 1. *L. hybridum*.

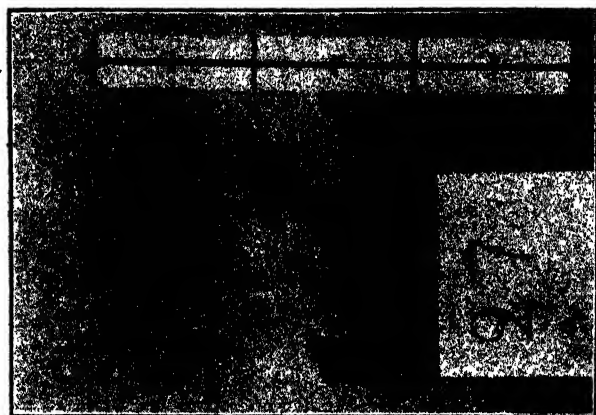


Fig. 2. *L. amplexicaule*.

(Der Massstab in Fig. 1—3 ist 30 cm lang.)

Das Resultat dieser Kreuzungsversuche ist bisher vorwiegend negativ gewesen. Die Kombination *amplexicaule*  $\times$  *hybridum* und umgekehrt hat jedoch wirkliche aber sterile Bastarde ergeben, die sich in einigen Hinsichten von Interesse erwiesen und daher eine kurze Beschreibung verdienen.

Die Kreuzungen wurden in den Monaten Mai und Juni ausgeführt.  $F_1$  blühte im August und September des gleichen Jahres.

*Lamium hybridum* und *amplexicaule* sind gleichwie *L. purpureum* und *intermedium* in hohem Grade autogam, weshalb die Arten leicht in eine Serie mehr oder weniger deutlich verschiedene Linien, die konstant sind, aufgeteilt werden können. Bei den Kreuzungen *amplexicaule*  $\times$  *hybridum* und umgekehrt habe ich verschiedene Elternlinien verwendet, was sich auch an den Bastarden zu erkennen gibt. Bisher wurden nur ungefähr 20 Bastarde erhalten, soweit ich aber beurteilen konnte ist jede  $F_1$ -Generation für sich einheitlich, wo-

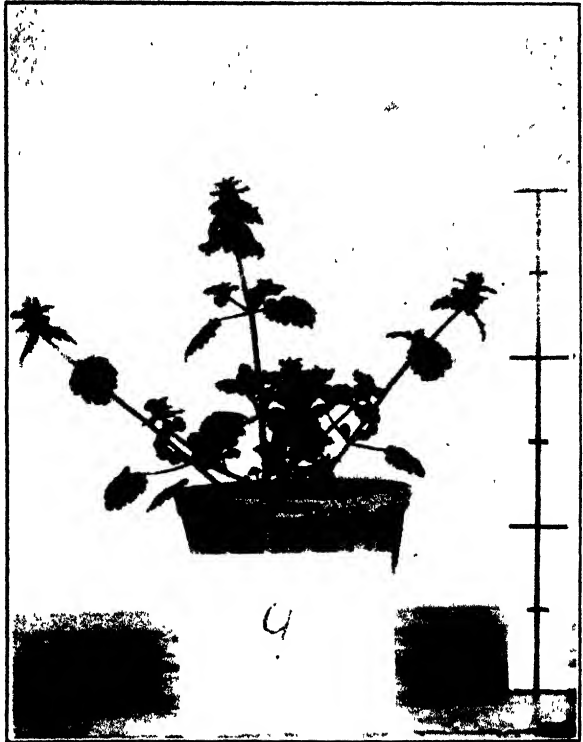


Fig. 3. *L. amplexicaule*  $\times$  *hybridum*.

gegen die verschiedenen  $F_1$ -Generationen je nach der Wahl der Elternlinien etwas von einander abweichen. Reziproke Kreuzungen zwischen den gleichen Linien sind noch nicht ausgeführt worden.

Für sämtliche erhaltenen Bastarde gemeinsam ist folgendes:

**Habitus.** — Im vegetativen System zeigt der Bastard ein vollkommen normales Aussehen und macht weder den Eindruck von Luxation oder herabgesetzter Vitalität. *L. hybridum* ist relativ robust mit steifem, aufrechtem Hauptspross. *L. amplexicaule* ist weicher und zarter mit gewöhnlich bogenförmig aufsteigendem Hauptspross. Der Bastard

stimmt hinsichtlich des Wuchses am nächsten mit *L. hybridum* überein (siehe Fig. 1—3).

Die Höhe, d. h. die Länge des Hauptsprosses, ist bei beiden Elternlinien wie beim Bastarden ungefähr die gleiche.

**Infloreszenz.** — *L. amplexicaule* hat einen lockeren und ausgehenden Blütenstand; die untersten Blütenkränze sind weit von einander entfernt. *L. hybridum* — wenigstens die zu diesen Kreuzungen verwendeten Linien — besitzt einen relativ kompakten Blütenstand mit



Fig. 4. a) *L. hybridum*. b) *L. amplexicaule*.

von einander wenig entfernten untersten Blütenkränzen. Der Blütenstand wird allerdings in späteren Stadien mehr verlängert als er beim Beginn des Blühens ist, doch ist der Unterschied zwischen *hybridum* und *amplexicaule* sehr charakteristisch. Der Bastard stimmt mit *hybridum* fast vollständig überein.

**Blätter und Blattstiele.** — Die Blattform und die Länge des Blattstieles ist je nach dem Platze des Blattes an der Pflanze verschieden. Die Blätter sind nach unten von anderer Form und länger gestielt als nach oben. Bei einem Vergleich des Bastarden mit den Elternlinien muss daher entweder die ganze Blattserie vom Keimblatt bis nach oben verglichen werden oder auch man vergleicht Blätter entsprechender

Höhe, z. B. die Deckblätter des untersten Blütenkranzes. Fig. 4—5 zeigen eine Serie solcher Blätter die dicht neben dem Stamm abgeschnitten sind und daher auch die Länge des Blattstieles zeigen. Wie ersichtlich sind die Blätter bei *L. hybridum* nicht stengelumfassend sondern relativ lang gestielt, triangulär, mit dichter, scharfer und ungleichmässiger Zähnung. Bei *amplexicaule* sind sie dagegen ungestielt und umfassend, nierenförmig triangulär mit grossen gerundeten Zähnen und tiefen Einschnitten. Der Bastard ist sowohl hinsichtlich der Länge

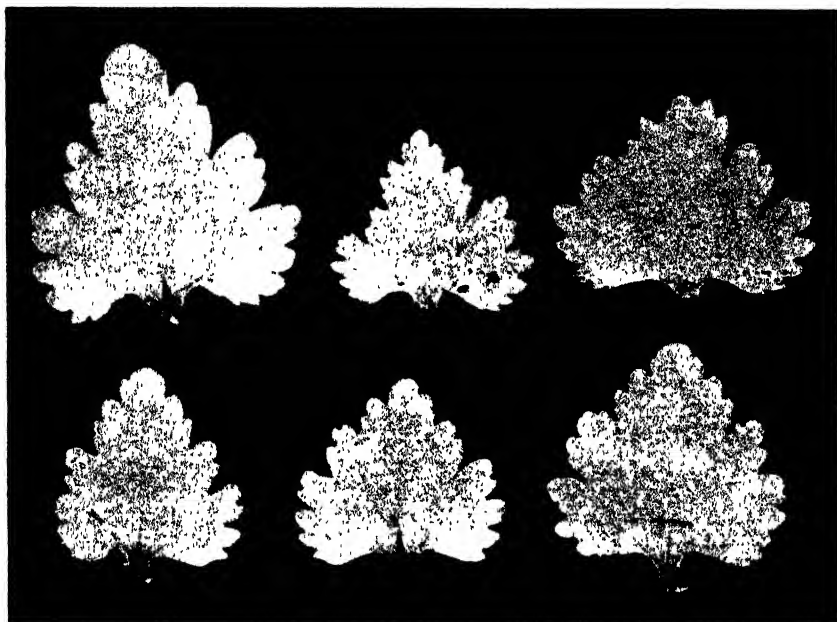


Fig. 5. *L. amplexicaule*  $\times$  *hybridum*.

des Blattstieles, der Totalform des Blattes und der Zähnung intermediär.

*Art des Blühens.* — Von den Elternlinien blühten *amplexicaule* im August—September fast ausschliesslich kleistogam. Nur einzelne chasmogame Blüten wurden entwickelt. Die kleistogamen Blüten sind 2,5—3,5 mm lang, die chasmogamen 15—20 mm. *L. hybridum* blühte wie immer ausschliesslich chasmogam. Die Blüte von *L. hybridum* ist etwas kleiner als die chasmogame *amplexicaule*-Blüte (ca 14—18 mm). Beim Bastarden betrug die Länge der Blüte ca 4—9 mm. Die meisten Blüten fielen ohne sich zu öffnen ab. Nur wenige der grössten schlugen aus, reichten aber hierbei kaum über das Kelchrohr. Die Art des



Blühens beim Bastarden kann also als intermediär, zwischen kleistogamem und chasmogamem Blühen, bezeichnet werden.

**Blütenform u. a.** — Die Blütenröhre ist bei *hybridum* nach unten etwas gebogen und an der Biegungsstelle im Rohr mit einem Haarkranz versehen. Die Unterlippe ist mit deutlichen und scharf vorspringenden Seitenzähnen besetzt. *L. amplexicaule* besitzt gerade Blütenröhre ohne Haarkranz. Die Seitenzähne der Unterlippe sind fast unbemerkbar oder fehlen.

Der Bastard hat gerade Blütenröhre, keinen Haarkranz aber deutliche Seitenzähne.

**Die Sterilität.** — Die Staubblätter sind etwas verkümmert und der Pollen ist untauglich. Nur äusserst wenige Pollenkörner haben normales Aussehen. Der Griffel ist lang und anscheinend normal, der

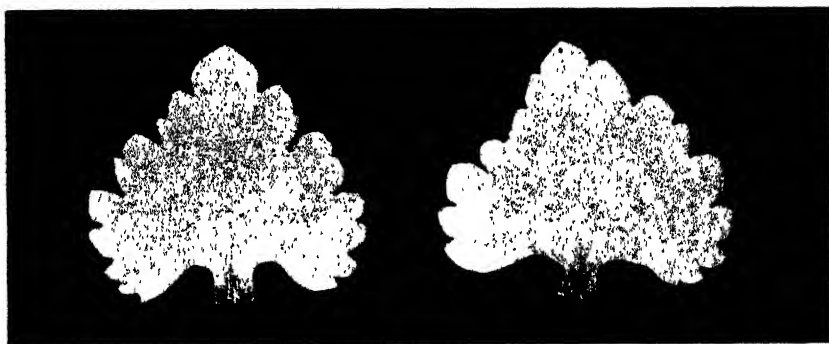


Fig. 6. *L. intermedium*.

Kleinheit der Blüte halber aber in der Mitte scharf zusammengebogen. Schon dadurch wird eine Selbstbefruchtung erschwert oder unmöglich gemacht, wenn auch die Staubblätter befruchtungsfähigen Pollen enthalten hätten. Künstlich hervorgerufene Selbstbestäubung hat gleichwie alle Rückkreuzungen mit den Elternlinien ausschliesslich negatives Resultat ergeben. Der Bastard scheint also auch vollständig ♀-steril zu sein.

**Der Kelch.** — Bei *amplexicaule* ist der Kelch vor und nach dem Blühen geschlossen, weil sich die Kelchzipfel zusammenbiegen, bei *hybridum* dagegen stets offen mit nach aussen gerichteten Kelchzipfeln. Ferner ist der Kelch bei *amplexicaule* stärker behaart, im Verhältnis zur Länge tiefer gelappt und bedeutend kleiner als bei *hybridum*.

Der Bastard hat einen offenen Kelch und stimmt in dieser Hinsicht vollkommen mit *L. hybridum* überein. In bezug auf die Behaarung ist der Bastard deutlich intermediär.

TABELLE 1 a.

	Pflanze Nr	1	2	3	4	5	6	n	Mittelwert
<i>amplexicaule</i>	Anzahl gemessener Kelche per Pflanze .....	10	10	10	12	8	—	—	—
	Absolute Kelchlänge in mm. (Pflanzen-Mittelwert) .....	6,0	6,0	5,9	6,0	6,2	—	5	6,02 ± 0,09 mm.
	Grad der Gelapptheit in % (Pflanzen-Mittelwert)...	54	53	55	53	54	—	5	53,8 ± 0,7 %
<i>hybridum</i> × <i>amplexicaule</i>	Anzahl gemessener Kelche per Pflanze .....	50	12	10	—	—	—	—	—
	Absolute Kelchlänge in mm. (Pflanzen-Mittelwert) .....	8,3	8,2	8,3	—	—	—	3	8,27 ± 0,09 mm.
	Grad der Gelapptheit in % (Pflanzen-Mittelwert)...	51	50	51	—	—	—	3	50,7 ± 0,9 %
<i>hybridum</i>	Anzahl gemessener Kelche per Pflanze .....	8	8	7	16	14	11	—	—
	Absolute Kelchlänge in mm. (Pflanzen-Mittelwert) .....	8,6	9,1	9,4	8,9	8,9	8,5	6	8,90 ± 0,25 mm.
	Grad der Gelapptheit in % (Pflanzen-Mittelwert)...	44	42	44	44	45	48	6	44,5 ± 1,5 %

Um exakte Werte für die Länge des Kelches und den Grad seiner Gelapptheit zu erhalten habe ich eine Serie von Messungen ausgeführt und für jeden Kelch — mit einer Genauigkeit von 0,1 mm — teils die absolute Kelchlänge (der Abstand zwischen der Basis des Kelches und der Spitze des längsten Kelchzipfels), teils die grösste Kelchzipfellänge bestimmt. Durch Angabe des letzteren Wertes in % der absoluten Kelchlänge erhält man ein Mass für den Grad der Gelapptheit.

Leider ist die mir sowohl vom Bastarden wie von den Elternlinien zur Verfügung gestandene Anzahl von Individuen sehr klein gewesen:

die Differenzen sind aber so gross dass eine statistische Bearbeitung trotzdem durchgeführt werden kann.

TABELLE 1 b.

	Differenzen für			
	absolute Kelchlänge		Grad der Gelapptheit	
	Differenz	$D/m_D$	Differenz	$D/m_D$
<i>hybridum</i> — <i>amplexicaule</i> .....	$2,88 \pm 0,27$ mm.	10,7	$-9,3 \pm 1,7$ %	5,6
<i>hybridum</i> $\times$ <i>amplexicaule</i> — <i>amplexicaule</i> .....	$2,25 \pm 0,13$ »	17,3	$-3,1 \pm 1,1$ %	2,8
<i>hybridum</i> — <i>hybridum</i> $\times$ <i>amplexicaule</i> .....	$0,63 \pm 0,27$ »	2,3	$-6,2 \pm 1,8$ %	3,4

Bei der Berechnung des mittleren Fehlers für den Mittelwert ( $m_M$ ) muss indessen auf den mittleren Fehler der Dispersion ( $m_\sigma$ ) Rücksicht genommen werden. Deshalb wurde  $m_M$  immer nach der Formel  $m_M = \frac{\sigma + 3m_\sigma}{\sqrt{n}}$  berechnet. Wenn man dessen ungeachtet Differenzen erhält für die  $D/m_D$  grösser ist als 3 können diese als sicher betrachtet werden.

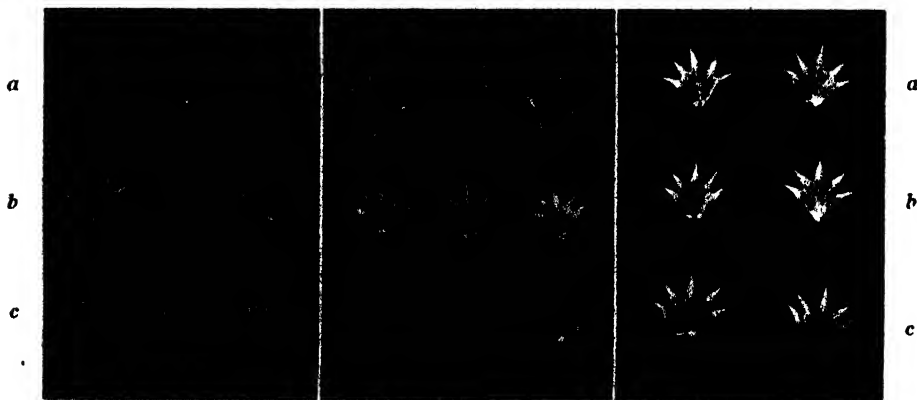


Fig. 7—9. — Fig. 7 a) *L. hybridum*, b) *hybridum*  $\times$  *amplexicaule*, c) *amplexicaule*. — Fig. 8 a) *L. hybridum*, b) *amplexicaule*  $\times$  *hybridum*, c) *amplexicaule*. — Fig. 9 a—c) *L. intermedium*.

Aus Platzmangel gebe ich die Dimensionen nicht für jeden einzelnen Kelch an, sondern nur die Anzahl per Pflanze gemessene Kelche und ihren Mittelwert sowohl für die absolute Kelchlänge wie für den

Grad der Gelapptheit (Länge des grössten Kelchzipfels in % der ganzen Länge).

TABELLE 2 a.

	Pflanze Nr	1	2	3	4	5	n	Mittelwert
<i>amplexicaule</i>	Anzahl gemessener Kelche per Pflanze .....	12	12	8	—	—	—	—
	Absolute Kelchlänge in mm. (Pflanzen-Mittelwert) .....	5,8	5,5	5,7	—	—	3	$5,67 \pm 0,21$ mm.
	Grad der Gelapptheit in % (Pflanzen-Mittelwert) ..	52	53	51	—	—	3	$52,0 \pm 1,3$ %
<i>amplexicaule</i> $\times$ <i>hybridum</i>	Anzahl gemessener Kelche per Pflanze .....	10	23	17	10	10	—	—
	Absolute Kelchlänge in mm. (Pflanzen-Mittelwert) .....	7,2	7,5	7,6	7,9	8,0	5	$7,64 \pm 0,28$ mm.
	Grad der Gelapptheit in % (Pflanzen-Mittelwert)...	48	46	45	47	46	5	$46,4 \pm 1,0$ %
<i>hybridum</i>	Anzahl gemessener Kelche per Pflanze .....	4	24	22	—	—	—	—
	Absolute Kelchlänge in mm. (Pflanzen-Mittelwert) .....	8,0	8,1	8,7	—	—	3	$8,27 \pm 0,54$ mm.
	Grad der Gelapptheit in % (Pflanzen-Mittelwert)...	41	40	40	—	—	3	$40,3 \pm 0,8$ %

In Tabelle 1 a und 1 b sind die gefundenen Mittelwerte für die Elternlinien und Bastarde einer Kreuzung *hybridum*  $\times$  *amplexicaule* sowie ihre Differenzen angegeben.

Aus den Zahlen geht hervor, dass *amplexicaule* und *hybridum* sowohl in bezug auf die absolute Kelchlänge wie den Grad der Gelapptheit sicher verschieden sind. *L. amplexicaule* hat den kleinsten und

TABELLE 2 b.

	D i f f e r e n z e n f ü r			
	absolute Kelchlänge		Grad der Gelappttheit	
	Differenz	$D/m_D$	Differenz	$D/m_D$
<i>hybridum</i> — <i>amplexicaule</i> .....	$2,60 \pm 0,58$ mm.	4,5	$-11,7 \pm 1,5$ %	7,8
<i>amplexicaule</i> $\times$ <i>hybridum</i> — <i>amplexicaule</i> .....	$1,97 \pm 0,35$ »	5,6	$-5,6 \pm 1,6$ %	3,5
<i>hybridum</i> — <i>amplexicaule</i> $\times$ <i>hybridum</i> .....	$0,63 \pm 0,61$ »	1,0	$-6,1 \pm 1,3$ %	4,7

TABELLE 3.

	D i f f e r e n z e n f ü r			
	absolute Kelchlänge		Grad der Gelappttheit	
	Differenz	$D/m_D$	Differenz	$D/m_D$
<i>hybridum</i> $\times$ <i>amplexicaule</i> — <i>amplexicaule</i> $\times$ <i>hybridum</i> .....	$0,63 \pm 0,29$ mm.	2,2	$4,3 \pm 1,4$ %	3,1
<i>amplexicaule</i> — <i>amplexicaule</i> ...	$0,35 \pm 0,23$ »	1,3	$1,8 \pm 1,5$ %	1,2
<i>hybridum</i> — <i>hybridum</i> .....	$0,63 \pm 0,60$ »	1,0	$4,2 \pm 1,7$ %	2,5

am stärksten gelappten Kelch. Der Bastard ist in bezug auf die absolute Länge von *amplexicaule* deutlich verschieden ( $D/m_D = 17,3$ ), nicht aber von *hybridum* ( $D/m_D = 2,3$ ); in bezug auf die Gelappttheit ist er von *hybridum* deutlich verschieden ( $D/m_D = 3,4$ ), nicht aber von *amplexicaule* ( $D/m_D = 2,8$ ). Der Bastard nimmt also eine Zwischenstellung ein, hinsichtlich der Kelchlänge mit Prävalenz für *hybridum*, in bezug auf die Gelappttheit mit Prävalenz für *amplexicaule* (siehe Fig. 7). Tabelle 2 a und 2 b zeigen das gleiche Verhältnis an einer Kreuzung *L. amplexicaule*  $\times$  *hybridum*, — doch mit dem Unterschied dass der Bastard betreffs der Gelappttheit des Kelches von beiden Eltern deutlich verschieden und fast genau intermediär ist (wie auch Fig. 8 zeigt). Vergleicht man die Bastarde der beiden Kreuzungen (Tabelle 3) mit einander, so sind sie wenigstens in bezug auf die Gelappttheit des Kelches sicher verschieden ( $D/m_D = 3,1$ ). Vergleicht man dagegen die Elternlinien der Kreuzung *hybridum*  $\times$  *amplexicaule* mit den Elternlinien für *amplexicaule*  $\times$  *hybridum* (Tabelle 3), findet man keine

sicheren Unterschiede, die man aber an einem grösseren Material wahrscheinlich nachweisen können würde.

Die Bastarde zwischen *L. hybridum* und *amplexicaule* erweisen sich also in mehreren Hinsichten mehr oder weniger intermediär, in anderen Hinsichten stimmen sie mit einer der Elternarten überein.

Dies ist an und für sich nichts Merkwürdiges. *Sehr überraschend ist indessen dass der Bastard in vielen Hinsichten mit L. intermedium übereinstimmt* und dies gerade in den bestimmenden Artmerkmalen, die *L. intermedium* von *amplexicaule* und *hybridum* abgrenzen.

In einer Tabelle zusammengestellt erhält man folgende Übersicht:

TABELLE 4.

Organ	<i>L. amplexicaule</i>	<i>hybridum</i>	<i>ampl. × hybr.</i> und reziprok	<i>intermedium</i>
Blütenröhre ..	Gerade, ohne Haarkranz	Nach unten et- was gebogen, mit Haarkranz	Gerade, ohne Haarkranz	Gerade, ohne Haarkranz
Seitenzähne...	Fehlen	Vorhanden	Vorhanden	Vorhanden
Kelch .....	Geschlossen	Offen	Offen	Offen
Kelch .....	Stark behaart	Schwach be- haart	Intermediär	Intermediär
Kelch .....	Tief gelappt	Schwächer ge- lappt	Intermediär— tief gelappt	Tief gelappt
Blattstiel .....	Fehlt, blattum- fassend	Relativ lang	Sehr kurz	Sehr kurz
Totalform des Blattes .....	Nierenförmig, triangulär	Triangulär	Intermediär	Intermediär

Die Blattform und die Länge des Blattstieles zeigen Fig. 4—6. (Sämtliche Blätter — alle von verschiedenen Exemplaren — sind Deckblätter des untersten Blütenkranzes).

Die *L. intermedium*-Blätter sind die der Herbstform. Die Frühjahrsform hat kleinere und stark nierenförmige Blätter.

*L. intermedium* und *amplexicaule* × *hybridum* stimmen in bezug auf das Aussehen des Blütenstieles und der Totalform des Blattes überein. Dagegen ist die Zähnung beim Bastarden schärfer und ungleichmässiger als bei *L. intermedium*. (Nach NEUMAN gibt es jedoch ein *L. intermedium* f. *subdissectum* mit spitzigen und verschieden tiefen Zähnen).

Die Dimensionen des Kelches einer gewissen *intermedium*-Linie ergeben sich aus Tabelle 5 a sowie Fig. 9. Hinsichtlich dem Grad der

Gelapptheit ist er stark gespalten, gleich wie *L. amplexicaule* und der Bastard der Kreuzung *hybridum*  $\times$  *amplexicaule*. Der Mittelwert für die *intermedium*-Linie ist  $50,4 \pm 0,7$  %, für *hybridum*  $\times$  *amplexicaule*  $50,7 \pm 0,9$  %. Hingegen ist *intermedium* in bezug auf die Gelapptheit von den beiden gemessenen *hybridum*-Linien, die weniger tief lappigen Kelch haben, sicher verschieden.

TABELLE 5 a.

Pflanze Nr		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	n	Mittelwert
<i>intermedium</i>	Anzahl gemessener Kelche per Pflanze .....	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	—	—
	Absolute Kelchlänge in mm. (Pflanzen-Mittelwert) ..	8,9	9,2	10,0	10,0	8,9	8,9	9,4	9,8	8,6	9,1	10	$9,28 \pm 0,28$ mm.
	Grad der Gelapptheit in % (Pflanzen-Mittelwert) .....	49	48	51	53	51	50	49	51	51	50	10	$50,4 \pm 0,7$ %

TABELLE 5 b.

Differenzen für absolute Kelchlänge		
	Differenz	$\overline{D}/\overline{m}_D$
<i>intermedium</i> — <i>hybridum</i> .....	$5,9 \pm 1,7$ %	3,5
<i>intermedium</i> — <i>hybridum</i> .....	$10,1 \pm 1,0$ %	10,1

Die absolute Länge des Kelches scheint dagegen bei *intermedium* sogar grösser als bei *hybridum* zu sein.

Was die Bastarde von den Linien von *L. intermedium* unterscheidet, die ich zur Verfügung gehabt habe und mit denen Vergleiche angestellt wurden, ist ausser der Zähnung der Blätter und der Länge des Kelches vor allem das Aussehen der Blüten. Diese ist bei *intermedium* ausschliesslich chasmogam und 15—20 mm lang. Auch rein habituell sind die Bastarde von *L. intermedium* ziemlich verschieden.

Eine morphologische Übereinstimmung in verschiedenen vom systematischen Gesichtspunkt wichtigen Merkmalen zwischen der vollkommen fertilen Art *L. intermedium* und den sterilen Bastarden zwischen *L. amplexicaule* und *hybridum* ist indessen unzweifelhaft. Dieses Übereinstimmen ist interessant, lässt aber in bezug auf die Phylogenie von *L. intermedium* keine sicher positiven Schlusssätze zu. Man kann sich jedoch drei Möglichkeiten denken: 1. *L. intermedium* ist eine selbstständige »gute« Art, die mit *L. hybridum* und *amplexicaule* nicht besonders nahe verwandt ist. Ihre morphologische Zwischenstellung zwischen diesen letzteren Arten und ihre Ähnlichkeit mit  $F_1$  der Kreuzungen *amplexicaule*  $\times$  *hybridum* und reziprok ist nur eine Zufälligkeit ohne tiefere Bedeutung. Dafür spricht auch, dass die Kreuzungsversuche *amplexicaule*  $\times$  *intermedium* und *hybridum*  $\times$  *intermedium* sowie reziprok bisher vollkommen negativ ausfielen. 2. *L. intermedium* ist einmal durch Kreuzung zwischen *amplexicaule*- und *hybridum*-ähnlichen Formen entstanden. Die jetzt lebenden Repräsentanten dieser Arten können bei Kreuzung mit einander keine fertilen Abkommen mehr geben. 3. *L. amplexicaule* und *hybridum* (gleichwie auch *purpureum* und *intermedium*) sind autogame Arten, von denen jede in eine Serie parallele mehr oder weniger verschiedene reine Linien aufgeteilt werden kann. Diese Linien unterscheiden sich wahrscheinlich auch in physiologischen Eigenschaften. Es ist also auch die Möglichkeit vorhanden dass Kreuzungen zwischen gewissen Linien ein besseres Resultat ergeben könnten als Kreuzungen zwischen anderen Linien: in diesem Fall würde es sich also darum handeln die richtigen Linien zu finden.

Die Untersuchungen werden auf jeden Fall fortgesetzt werden — wenn möglich auch zytologisch —: auch Art- und Linienkreuzungen innerhalb der Gattungen *Galeopsis* und *Potentilla* sind unter Bearbeitung.

Nach dem Verfassen dieser Arbeit habe ich zufällig folgende interessante Mitteilung in einer Abhandlung von C. A. JØRGENSEN »Studies on *Callitrichaceae*« (Bot. Tidsskr. 38, 1923, S. 95) gefunden: »Also experiments in crossing of various *Lamium* species, carried out by me, give similar results, both with regard to the cytological conditions and to sterility. For instance, on crossing *Lamium dissectum* (= *hybridum*) »with 18 chromosomes and *Lamium amplexicaule* with 9, sterile hybrids the reduction division of which takes place according to the *Drosera* schema with 9 bivalent and 9 univalent chromosomes in pro-



and metaphasis. I hope later to be able to report fully on these experiments.»

Eine solche Mitteilung ist indessen seither nicht erschienen.

---

#### ZITIERTE LITERATUR.

1. FOCKE, W. O. 1881. Die Pflanzen-Mischlinge. Berlin.
  2. JOHANNSEN, W. 1913. Elemente der exakten Erblchkeitslehre. 2te Aufl. Jena.
  3. LINDMAN, C. A. M. 1918. Svensk Fanerogamflora. Stockholm.
  4. NEUMAN, L. M. och AHLFVENGREN, FR. 1901. Sveriges Flora. Lund.
-

# NOTE ON THE SO-CALLED VERMILION-DUPLICATION

BY GERT BONNIER

ZOOTOMICAL INSTITUTION, UNIVERSITY OF STOCKHOLM

---

VERMILION is one of the earliest found sex-linked genes in *Drosophila*, and — as is well-known — has been extensively used when studying the genetics of this fly. It is strictly recessive and behaves also in ordinary breeding workes as do the other sex-linked recessives. Thus, for instance, a triploid which in her  $X$ :s carries two vermilion genes ( $v$ ) and one normal allelomorph ( $V$ ) is normal-eyed, i. e. a  $Vvv$ -individual is normal-eyed. Contradictory to that, an ordinary diploid female which has two vermilion genes and in addition to these a vermilion-duplication in one of her  $X$ :s is vermilion-eyed (BRIDGES 1919 a). Vermilion-duplication is explained by BRIDGES as a piece of the  $X$  including the normal allelomorph  $V$  of  $v$  which is attached to the left hand end of the  $X$ -chromosome. Thus, in the case of duplication a  $Vvv$ -individual is vermilion-eyed.

MORGAN, BRIDGES, and STURTEVANT (1925, p. 178) propose two explanations for these different actions of the vermilion-gene and its normal allelomorph. Their first supposition is that a number of other genes act as modifiers. Supposing this, and calling the sum of the modifiers  $a$ , we may express the fact, that a triploid with two  $v$  and one  $V$  is wild-type-eyed, by the inequation

$$3a + V > 2v.$$

Adding to this the obvious relation

$$V > v$$

we find

$$3a + 2V > 3v.$$

A triploid, which in all her  $X$ :s carries the gene for vermilion and in two of the  $X$ :s the duplication-piece, has three  $a$ , two  $V$ , and three  $v$ . The purport of the last inequation is therefore that such an individual must be normal red-eyed.

In order to test this, wild-type triploids were crossed to males carrying vermilion and vermilion-duplication. Triploids from the progeny were back-crossed and from the new progeny, finally, triploids were mated to vermilion males (without vermilion-duplication). In the last culture there was found one vermilion-eyed triploid. She must have carried three vermilion-genes (otherwise she should have been wild-type-eyed). Concerning the vermilion-duplication piece there are three possibilities, viz. she could have carried none, one, or two duplications. The case was tested by mating her to a vermilion male (without duplication) (table 1). If she had carried no duplication, all her

TABLE 1.

*Offspring of a triploid female (see text), when crossed to a vermilion male.*

Triploid females	Super females	Diploid females	Intersexes	Males
<i>v</i>	<i>v</i>	+	<i>v</i>	+
3	2	4	57	24
				3
				3

progeny must have been vermilion-eyed, which was not the case. When only one duplication had been present, all her wild-type diploid daughters must have been equational exceptions, and — as infrequent as the equationals are — it is highly improbable that she could have got as many as 4 equational daughters. We must therefore suppose that she had two duplications, i. e. that she was of the type (with three vermilions and two duplications) of which we concluded that it must be a normal red-eyed one. But as a matter of fact, she was vermilion-eyed. The conclusion to be drawn is that the discrepancy between the action of vermilion in triploids and in diploids when combined with duplication cannot be explained as a result of modifying genes.

The second explanation proposed by MORGAN, BRIDGES, and STURTEVANT is that it is the mere difference in position of the V-gene which is the basis of the fact that in certain flies one V overrides two *v* and in other flies two *v* override one V. That the effect of a gene not only depends on the gene itself but also on its position (»positional effect») within the chromosome has also recently been shown very clearly by STURTEVANT (1925).

Comparing the cases of duplication and translocation the cytological examinations are not decisive, but, however, somewhat

stronger for translocation than for duplication (MORGAN, BRIDGES, and STURTEVANT 1925, pp. 174, 177). The genetic facts, on the other hand, quite decisively show that translocation really consists in the dislocation of a whole piece of a chromosome, whereas this not seems to be the case with regard to the cases of duplication. In all described cases of so-called duplication those genes, of which the action have been suppressed, have always been isolated. In Pale-translocation, on the other hand, every gene of the second chromosome lying to the right of are is affected. Among other genes situated in this piece there is also one lethal (lethal II-a). As mentioned above the suppressing effect of the »duplications» is recessive, which even constituted the contradiction to the action of the dominant wild-type allelomorphs in triploids (e. g. *Vov*-individuals are vermilion-eyed in the case of duplication, but wild-type-eyed in triploids). The suppressing effect of translocation is, however, dominant and constitutes thus no contradiction to the case of triploidity. *Inter alia* zygotes homozygous for lethal II-a and carrying the translocated piece are not lethal. But sex-linked lethals very near duplicated loci remain unaffected by the duplication (MULLER and ALTENBURG 1921), and the same holds true for vermilion-deficiency (BRIDGES 1919 b) since no males with vermilion-deficiency and vermilion-duplication have occurred. Of course these facts may be explained by the assumption that the duplicated piece not covers the loci of the lethals and that vermilion-duplication and vermilion-deficiency not coincide. The most confusing fact is, however, that females heterozygous for vermilion-duplication and carrying in one X vermilion and in the other vermilion-deficiency are vermilion-eyed. This should either mean that vermilion-deficiency in this combination has the same positive effect on the eye-color as has the vermilion-gene (BRIDGES, 1919 b), which — in the light of what we now know about deficiencies — seems to be very unlikely; or that the »positional effect» is so great that when the *V*-gene is dislocated to the left hand end of the X-chromosome, then the *v*-gene dominates over the *V*-gene.

The most simple way of avoiding these difficulties is to suppose that the so-called »duplications» are not due to dislocations of certain chromosome-pieces and thus not contain any allelomorphs of certain genes, but depend on *recessive* genes whose *recessive* effect is to suppress the effect of those certain genes. For instance, »vermilion-duplication» is then not a chromosome-piece including the dominant normal allelomorph of vermilion, but a recessive gene situated at the

left end of the *X*-chromosome and who suppresses the action of the vermilion-gene. Since it is a recessive it has an effect in diploid females only when in duplex condition, and in triploids only when in triplex condition. As being sex-linked it has always an effect in the males, but cannot override any lethals or vermilion-deficiency, since it is not allelomorph to these lethals or to vermilion. From this last property it also follows that vermilion — vermilion-deficiency — »vermilion-duplication» — females must be vermilion-eyed since in them there is only one vermilion-gene present and no normal allelomorph.

We may therefore conclude that, whereas Pale-translocation is a very clear-cut case of a dislocation of a whole piece of a chromosome containing the normal allelomorphs of a number of mutant genes, the so-called »duplications» only are due to recessive suppressors, and not being allelomorphs to the suppressed genes.

#### LITERATURE CITED.

1. BRIDGES, C. B. 1919 a. Duplications. *Anal. Record*. 15: 357.
  2. — 1919 b. Vermilion-deficiency. *Jour. Gen. Phys.* 1: 645 656.
  3. MORGAN, T. H., BRIDGES, C. B., STURTEVANT, A. H. 1925. *The Genetics of Drosophila*. Overdruk uit *Bibliographia Genetica* II. 's-Gravenhage.
  4. MULLER, H. J., ALTENBURG, E. 1921. A study of the character and mode of origin of eighteen mutations in the *X*-chromosome of *Drosophila*. *Anal. Record* 20: 213.
  5. STURTEVANT, A. H. 1925. The effects of unequal crossing over at the Bar locus in *Drosophila*. *Genetics* 10: 117 -147.
-

# SPECIES CROSSINGS IN MALVA

BY KARL B. KRISTOFFERSON  
WEIBULLSHOLM, LANDSKRONA

---

WHEN first planning genetical work in *Malva* my intention was to investigate whether or not this genus was fit for the study of quantitative characters. I was looking for characteristics which remained relatively uninfluenced by differences in the soil, and I thought that the petals fulfilled this requirement. Therefore I made crosses in several genera, and also in the genus *Malva*. The first year only a few species of this genus were in culture, and some crossings were made in order to investigate the possibility of obtaining species hybrids.

These crosses were grown to the  $F_1$ - and  $F_2$ -generations, and the results obtained were of such a nature that the first planned investigation was abandoned, and a combined genetical and systematical investigation of the genus was instead started. I had been occupied already before that time with a similar investigation in *Viola* (1923 b), but this work soon came to an end on account of difficulties met with in the germination of the seeds. At that time I was making attempts to settle the genotypical relationship between the varieties of a cultivated plant, *Brassica oleracea* (1924), and, my *Viola* experiments being too fragmentary to allow comparisons, I deemed it desirable to make a genetical analysis of another wild-growing plant.

Genetical analyses of species hybrids have been made to a very slight extent compared with analyses of variety hybrids, and the results have only in very few cases been used for confirming or correcting systematical treatment of species. For the rest, work on species hybrids seems largely to have been undertaken with the point in mind to find out possibly existing differences in the segregation of species and of variety hybrids, or the work has been taken up in connection with the general problem of evolution. During the last years the behaviour of the chromosomes in species hybrids has also been extensively studied, sometimes in connection with experimental genetical work.

Before going any further I wish to express my gratitude for the help received during my work. Professor H. NILSSON-EHLE has kindly provided the necessary, often rather large space for my cultures in the fields of the Åkarp Institute of Genetics. I am much indebted to him for the interest he always has taken in my experiments. Mr. K. G. VON SYDOW, assistant of the institution, has superintended the sowing and the harvesting of the cultures, as I generally had to be absent during this work. Without his interest in my studies it would not have been possible to continue the experiments, and, therefore, I take this opportunity of acknowledging my great indebtedness to him. To Dr. G. TURESSON, who has collected *Malva* material during his journeys for my experiments, I also wish to extend my sincerest thanks. The work has been rendered possible through economical support from the LUND ROYAL PHYSIOGRAPHICAL SOCIETY, and I wish to bring my respectful thanks for the grants.

## I. MATERIAL AND METHODS.

A few lines of the *Malva*-species used in the crossing work were collected in nature by the writer, other have been under cultivation in the Lund Botanical Garden. Many lines, however, were raised from seeds taken from dried plants in the herbarium of the Lund Botanical Institution.

The seeds of *Malva* keep their power of germination for a long course of years. It may be mentioned that seeds from herbarium plants of *M. microcephala*, collected in Spain 1883, showed a germination power of about 80 % when sown on filter paper in the manner described below. Eight seeds of *M. microcalyx* from 1835 were also sown, and two of these germinated. Four seeds of *M. capensis* from 1827 yielded one seedling. From a specimen of *M. crispa*, collected in 1812, six seeds were sown, and two of these germinated. This plant was the oldest *Malva* individual with well developed seeds found in the herbarium. The development of the descendants of this old plant did not in any manner differ from those of one year old seeds. The longevity of the seeds has much facilitated the bringing together of numerous *Malva* species and varieties; only very few are growing wild in Sweden.

The germination power of the seeds from my own cultures was as a rule very good. When sown immediately after harvesting the seeds, however, often showed a very poor germination power. Maturing

processes probably account for this fact. The time required for these maturing processes seems to be different in different species, *M. neglecta*, for instance, needs considerably longer time (probably about  $\frac{1}{2}$  year) than *M. crispa*, which germinates almost immediately after harvesting. However, a small percentage of the seeds of the former species uses to germinate immediately. Moreover, the behaviour of the seeds is different in different years.

When the seeds are sown in the ordinary way in garden soil the seedlings will come up very irregularly. The first seedlings are seen within a few days, and then germination will keep on during several months, probably on account of differences in the permeability of the seed coat. Consequently, this method is very inappropriate in genetical work. The seeds were instead put into covers of filter paper, and a cut with a knife was made into the radicle end of each seed. When treated in this way the seeds germinated rapidly — the radicle became visible already after 5—6 hours — and germination was brought to an end after 3—4 days, provided that the seeds had come to full maturity. Attempts were made to scratch the seeds with sand-paper, and often it turned out well, but very often a high percentage of the seeds became damaged to such an extent that they did not germinate. The seedlings were then planted in boxes and put into hot beds. When 3—4 leaves had developed they were planted in the experimental field at a distance of  $40 \times 40$ , or  $30 \times 30$  cm.

This method of treating the seed is rather tedious and therefore it was not possible to grow large generations. On the other side, the species differ in many characteristics from each other, and most of them show continuous segregation. An investigation of too large generations would not have been possible to perform during one and the same vegetation period. However, an advantage of this method of sowing was the very parallel development of the plants, a fact of importance when it comes to the study of quantitative characters.

Artificial crossing is not difficult in this genus but somewhat tedious, as the castration in many species must be made when the bud is rather small. Therefore the  $F_1$ -generations, as a rule, became rather small. Selfed seeds of the parents and the hybrids were obtained by means of isolations with parchment bags. Not only the small-flowering, homogamous species but also the large-flowering, decidedly protandrous species proved to develop perfect seeds when isolated. Autogamy is facilitated by the downward movement of the stigmas, which proceeds till they reach the pollen on the lower portion of the



sterile part of the raised centre of the ovary. Any case of self-sterility was not observed, neither in the pure lines nor in the hybrids.

Sterility or fertility of the hybrids is a very important proof of the systematical value of the parent-forms; if the hybrid is sterile the parents are reliable species, in opposite case they are dubious. It is above all the question of fertility or sterility on the part of the pollen that is taken in consideration by the systematists, and I have therefore made an examination of the pollen of the parent lines and hybrids.



Fig. 1. *M. neglecta*. Young plant.

The pollen grains in *Malva* are rather large with a thick and spiny exine; wrinkled or distorted grains, so common in hybrids in other genera, are not found in *Malva*-hybrids. Some of them, however, are smaller and lighter in colour than the majority. These are thought to be useless in fertilization. The counts made to settle the percentage of »good» and »poor» grains seem rather futile as some hybrids with seemingly high percentage of »good» pollen grains were experimentally shown to be quite sterile in the male sex, while other with the same percentage of »poor» pollen grains showed an almost normal development of seeds. I therefore deemed it useless to extend the investigation to  $F_2$  and  $F_3$ .

The fertility of the gynæcium was ascertained in most of the crossings. The number of carpels was counted; then the fruit was treshed and the seeds were counted. The ratio of the seeds: the number of carpels gives the fertility. At least 5 fruits on each plant became investigated.

In all cases the results of the reciprocal crossings — these were performed in almost all combinations — were identical. Any segregation in the parent lines or in  $F_1$  was never observed; perhaps with the exception of *M. Alcea*  $\times$  *moschata* (see pag. 340).

Most of the characteristics showed a continuous segregation, and therefore a large number of measurements was made. Some of these were partly performed on alcohol preparations. The measurements were made with the aid of an apparatus used in my *Viola*-work (1923 b, pag. 270) or with an ordinary mm-rule. 5 measurements of each characteristic were made on each individual, and the average found has then been used in the variation tables. This method was followed in all of the  $F_1$ - and in some of the  $F_2$ -generations. However, it was found to be too tedious to be carried out in all of the  $F_2$ - and the  $F_3$ -generations. Therefore measurements were made similarly to the above mentioned; they were then divided into an appropriate number of classes. A few measurements were made on each plant, and the largest value was noted down. This method was far more expedient, and it was possible to perform all the measurements in the experimental field. In spite of this simplified procedure the work had naturally to be concentrated on certain characteristics.

It seems possible, from an experimental point of view, to group the *Malva*-species in some natural classes, especially when the fertility of the hybrids is taken into consideration. I therefore deem it appropriate to give an account of the characteristics of the species belonging to one group together with the crossings within this group before I proceed to the next. The crossings between species belonging to different groups will then be treated. It should be noticed that all the hybrids originated from artificial crosses; no spontaneous hybrids have been in culture. The data on the geographical distribution are based on informations given in our floristic handbooks, as well as on label records in the herbarium of the Lund Botanical Institution.

Systematically the mallows have been divided into two sections, *Fasciculatæ* and *Bismalvæ*. The following species and hybrids have been investigated:

## SECTION FASCICULATÆ D. C.

- |                                            |                                             |
|--------------------------------------------|---------------------------------------------|
| 1. <i>M. parviflora</i> L.                 | 11. <i>M. neglecta</i> × <i>parviflora</i>  |
| 2. <i>M. oxyloba</i> BOISS.                | 12. <i>M. oxyloba</i> × <i>pusilla</i>      |
| 3. <i>M. pusilla</i> WITHER.               | 13. <i>M. parviflora</i> × <i>pusilla</i>   |
| 4. <i>M. neglecta</i> WALLR.               | 14. <i>M. neglecta</i> × <i>silvestris</i>  |
| 5. <i>M. silvestris</i> L.                 | 15. <i>M. crispa</i> × <i>pulchella</i>     |
| 6. <i>M. crispa</i> L.                     | 16. <i>M. crispa</i> × <i>neglecta</i>      |
| 7. <i>M. pulchella</i> BERNH.              | 17. <i>M. neglecta</i> × <i>pulchella</i>   |
| 8. <i>M. oxyloba</i> × <i>parviflora</i> . | 18. <i>M. pulchella</i> × <i>pusilla</i>    |
| 9. <i>M. neglecta</i> × <i>pusilla</i>     | 19. <i>M. crispa</i> × <i>silvestris</i>    |
| 10. <i>M. neglecta</i> × <i>oxyloba</i>    | 20. <i>M. pulchella</i> × <i>silvestris</i> |

## SECTION BISMALVÆ D. C.

- |                           |                                         |
|---------------------------|-----------------------------------------|
| 21. <i>M. moschata</i> L. | 23. <i>M. Alcea</i> × <i>moschata</i> . |
| 22. <i>M. Alcea</i> L.    |                                         |

## II. SECTION FASCICULATÆ D. C.

**Section Fasciculatæ.** *Flowers of middle size — small, fascicled in the leaf axils. Stem leaves lobed with incisions of  $\frac{1}{2}$  of the length of the blade.*

## 1. DIAGNOSES OF SPECIES, I.

***M. parviflora* L.** (Fig. 4, pag. 246; 8, 1, pag. 261; 9, 4, pag. 266; 10, 2, pag. 270; 11, 2, pag. 272.) *Stem erect about 1,15 m. high; branches prostrate, both with scattered, stellate hairs. Leaves plain, crenate with angulate lobes. First flower developed upon the shooting of the stem. Epicalyx of linear bracts,  $\frac{1}{2}$  of the length of the calyx. Sepals ovate with short point; calyx very accrescent, not enclosing the fruits; margin plain, almost glabrous. Petals light red, about 7—9 mm.,  $1\frac{1}{4}$  of the length of the calyx. Fruit-stalks very short, erect or bent outwards. Sterile centre of the fruit about 31,5 % of the diameter of the fruit. Carpels about 10, with raised margin, very rugose, somewhat hairy. Flowers very early, annual.*

The parent plant of my line of this species originally comes from the Lund Botanical Garden.

***M. oxyloba* Boiss.** *Stem erect, about 0,85 m. high; branches prostrate (Fig. 3, pag. 242), both with scattered, stellate hairs. Leaves plain, very sharply serrate, lobes angulate (Fig. 9, 3, pag. 266). First flower developed upon the shooting of the stem. Epicalyx of linear*

bracts,  $\frac{1}{2}$  of the length of the calyx. Sepals ovate with very long point (Fig. 10, 1, pag. 270), scarcely accrescent, not enclosing the fruits; margin plain, almost glabrous. Petals light red, about 7—9 mm. (Fig. 11, 1, pag. 272),  $1\frac{1}{4}$  of the length of the sepals. Fruit-stalks very short, erect or bent outwards (Fig. 7, 3, pag. 257). Sterile centre of the fruit about 31,5 % of the diameter of the fruit. Carpels about 10, with raised margin (Fig. 14, 6, pag. 280), very rugose, somewhat hairy. Flowers very early, annual.

My line of *M. oxyloba* descended from a plant cultivated in the Lund Botanical Garden.

BOISSIER (1867) treated *M. parviflora* and *M. oxyloba* as distinct species, although near related. *M. oxyloba* is »with regard to the fruit



Fig. 2. *M. pusilla*.

and the short flower-stalks almost a *M. parviflora* but very well-differentiated on account of longer leaf-stalks and the leaf shape». Their habitus, indeed, is rather different; *M. oxyloba* seems to be much more slender, and the serration of the leaves results in quite another appearance. Another characteristic to be remembered is the very different shape of the calyx. In *M. parviflora* it becomes large and cup-like when the fruit is mature; in *M. oxyloba* it is scarcely accrescent; further, the sepals are more sharp-pointed. However, a careful investigation indicates that the differences as to habitus, length of the leaf-stalks, etc. are merely due to the different serration of the leaves. The blades become smaller on account of the serration, and, therefore, the leaf-stalks seem to become longer in relation to the blade.

***M. pusilla* WITH.** Stem at first erect, when fully developed prostrate, about 0,75 m. high; branches prostrate (Fig. 2), both with

scattered, stellate hairs. Leaves plain, crenate, lobes rounded (Fig. 9, 2, pag. 266). First flower developed already in the rosette stage. Epicalyx of narrow lanceolate bracts, 0,85 of the length of the calyx. Sepals ovate-triangular; margin somewhat crisp with hairs turned in all directions (Fig. 10, 3, pag. 270); calyx somewhat accrescent, by half enclosing the fruits. Petals whitish, about 8 mm. (Fig. 11, 3, pag. 272),  $1\frac{1}{3}$  of the length of the calyx. Fruit-stalks long, bent downwards (Fig. 7, 2, pag. 257). Sterile centre 27,5 % of the diameter of the fruit. Carpels 10 with raised margin (Fig. 14, 3, pag. 280), rugose, somewhat hairy. Intermediate as to flowering, annual, biennial or perennial.

The parent line used in the crossings here recorded descended from a wild-growing plant collected at Limhamn in the south-western part of Skåne.

NEUMAN, in his flora (1901), holds forth that *M. pusilla* lacks stellate hairs on the calyx. This is not the case with the line here described, nor with other in my cultures. Being very modifiable the character »stellate hairs» is rather useless as a systematical characteristic in *Malva*. These hairs will often be found on parts of the plant, where they typically are absent; this is especially the case when the plants grow large and robust.

***M. neglecta* WALLR.** Stem erect, when fully developed ascending, about 0,75 m. high; branches prostrate (Fig. 1, pag. 236), sparsely rough-haired with simple hairs, and, in addition, with scattered, stellate hairs. Leaves plain, crenate, lobes rounded (Fig. 9, 1, pag. 266). First flower developed already in the rosette-stage. Epicalyx of lanceolate bracts, 0,70 of the length of the calyx. Sepals shortly ovate-triangular; margin plain with hairs directed forwards (Fig. 10, 4, pag. 270), somewhat accrescent, by half enclosing the fruits. Petals whitish with darker stripes, about 12—14 mm. (Fig. 11, 4, pag. 272), 2,5 of the length of the calyx. Sterile centre 35 % of the diameter of the fruit. Carpels 12—14 with rounded margin (Fig. 14, 1, pag. 280). Fruit-stalks long, bent downwards (Fig. 7, 1, pag. 257), slightly rugose, somewhat hairy. Intermediate as to flowering, annual, biennial or perennial.

The line used in the crossings descended from a herbarium specimen collected in Blekinge in southern Sweden.

***M. silvestris* L.** Stem erect, about 1,5 m. high; branches erect, both with long, rough, simple hairs, and, in addition, with stellate hairs. Leaves plain, crenate, lobes on lower leaves rounded, on upper somewhat angulate (Fig. 9, 5, pag. 266). First flower developed upon

the shooting of the stem. *Epicalyx* of elliptical bracts, 0.60 of the length of the calyx. *Sepals* ovate; margin plain, with hairs directed forwards (Fig. 10, 5, pag. 270), somewhat accrescent, by half enclosing the fruits. *Petals* red violet, about 30—35 mm. (Fig. 11, 5, pag. 272), 3 times the length of the calyx. *Fruit-stalks* long, erect or bent outwards. *Sterile centre* of the fruit 40 % of the diameter of the fruit. *Carpels* about 10 with slightly raised margin, rugose, glabrous. *Flowers* very late in the first year, biennial or perennial.

This line descended from a wild-growing plant in southern Skåne.

## 2. MALVA OXYLOBA × PARVIFLORA.

*M. oxyloba* × *parviflora*. Stem about 1 m. high. Leaves sharply serrate, although less as in *M. oxyloba* (Fig. 26, 1, pag. 305). *Sepals* ovate and pointed but somewhat broader and more obtuse than in *M. oxyloba*; calyx also somewhat larger (Fig. 10, 8, pag. 270). Fertility equal to that of the parents.

The hybrid resembled *M. oxyloba* very much, and it would no doubt pass as a pure *M. oxyloba* in the hands of the systematists. The dominance, however, was by no means complete. The serration of the leaves was not so sharp, and the lobes of the calyx were somewhat broader and not quite as long-pointed as in *M. oxyloba*. When the hybrid and *M. oxyloba* were both growing in plots side by side the differences were easily seen. This was almost impossible when plants or branches were mixed together. Separated leaves of the *oxyloba*-parent were as a rule impossible to distinguish from leaves of the hybrid on account of the modifiability of the *oxyloba*-serration. Other characteristics distinguishing the hybrid from the parent species were not observed.

The percentage of well-developed pollen grains was the same in both parent lines as well as in the hybrid, or about 95 %. The fertility of the ovules, determined in the above described manner, was also the same, viz. about 95 %. Any decrease in the fertility as a result of the crossing, consequently, was not at hand.

This cross has already been described in a preliminary note (1923 a). I think it appropriate, however, to recapitulate the results there recorded, especially since they have been completed by later investigations.

### a. THE $F_2$ - AND $F_3$ -GENERATIONS.

$F_2$  showed continuous variation as regards the genuine species characteristics, viz. the leaf shape and the type of the calyx. The

leaves of the *oxyloba*-type were always combined with sepals of the same type, and the leaves of the *parviflora*-type always with sepals of the *parviflora*-type. The difference was so marked that the grouping of the  $F_2$ -plants usually did not offer any difficulties. The distinguishing of the homozygotes of *oxyloba*-type from the heterozygotes, on the contrary, could not be made with certainty. This is mainly due to the modifiability of the serration character of the leaves. A pure line plant of *M. oxyloba* became very often modified towards the

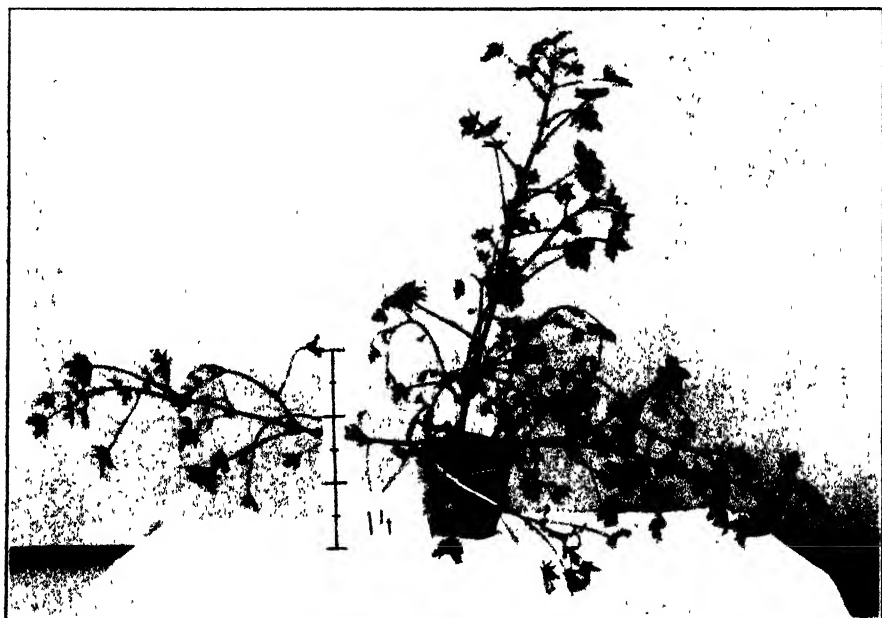


Fig. 3. *M. oxyloba*.

heterozygote-serration to such an extent that it became indistinguishable from the hybrid. The crenate leaves of the *parviflora*-type also showed variation; the lobules became sometimes rather pointed. Usually, however, no difficulty was met with in distinguishing them from the serrate leaves. In a few cases some  $F_2$ -plants were found to be dubious as to the serration. The  $F_3$ -analysis showed that they were of *parviflora*-type, although the plants had much more pointed lobules than usually. The cause of this deviation will be discussed below.

Table 1 shows the variation in  $F_2$ . In all 2234  $F_2$ -plants were examined in the course of three years. 1683 belonged to the *oxyloba*-type, and 551 to the *parviflora*-type. The observed ratio pro 4 thus becomes 3,01 : 0,99; the standard error is 0,035 and  $D/m_k = 0,29$ . The

TABLE 1. *The segregation in F<sub>2</sub> of the cross M. oxyloba × parviflora.*

Raised	Field no.	Cross	<i>Oxyloba</i> -type	<i>Parvifl.</i> -type	Obs. pro 4	Standard error (m <sub>k</sub> )	Deviation (D)	D/m <sub>k</sub>
1921	3	<i>oxyl. × parv.</i>	15	9	2,94 : 1,06	0,297	0,06	0,20
»	9	»	10	10	2,00 : 2,00	0,387	1,00	2,58
»	10	»	62	13	3,31 : 0,69	0,200	0,31	1,55
»	13	»	70	22	3,04 : 0,96	0,180	0,04	0,22
		Total	157	54	2,98 : 1,02	0,121	0,02	0,17
1921	8	<i>parv. × oxyl.</i>	23	8	2,97 : 1,03	0,311	0,03	0,10
»	11	»	26	9	2,97 : 1,03	0,293	0,03	0,10
»	12	»	38	10	3,17 : 0,83	0,250	0,17	0,68
		Total	87	27	3,05 : 0,95	0,162	0,05	0,03
		Total in 1921	244	81	3,00 : 1,00	0,096	0,00	0,00
1922	25	<i>parv. × oxyl.</i>	70	28	2,86 : 1,14	0,175	0,14	0,80
»	26	»	69	20	3,10 : 0,90	0,184	0,10	0,54
»	27	»	73	19	3,17 : 0,83	0,180	0,17	0,94
»	29	»	36	7	3,35 : 0,65	0,264	0,35	1,33
»	30	»	33	13	2,87 : 1,13	0,255	0,13	0,51
»	31	»	77	27	2,96 : 1,04	0,170	0,04	0,24
»	33	»	71	29	2,84 : 1,16	0,173	0,16	0,92
»	34	»	78	23	3,07 : 1,93	0,172	0,07	0,41
»	35	»	49	21	2,80 : 1,20	0,207	0,20	0,97
		Total	556	187	2,99 : 1,01	0,064	0,01	0,17
1922	36	<i>oxyl. × parv.</i>	66	17	3,18 : 0,82	0,190	0,18	0,95
»	37	»	28	8	3,11 : 0,89	0,289	0,11	0,38
		Total	94	25	3,16 : 0,84	0,159	0,16	1,01
		Total in 1922	650	212	3,04 : 0,96	0,059	0,04	0,68
1923	188	<i>parv. × oxyl.</i>	137	40	3,10 : 0,90	0,130	0,10	0,77
»	189	»	114	34	3,08 : 0,92	0,142	0,08	0,56
»	190	»	25	11	2,78 : 1,22	0,289	0,22	0,76
»	191	»	87	33	3,16 : 0,84	0,165	0,16	0,96
»	192	»	102	34	3,00 : 1,00	0,149	0,00	0,00
»	193	»	324	116	2,95 : 1,05	0,080	0,05	0,63
		Total in 1923	789	258	3,01 : 0,99	0,054	0,01	0,19
Total in 1921, 1922 and 1923			1683	551	3,01 : 0,99	0,035	0,01	0,29



theoretical and the observed values thus agree very well, and the segregation, evidently, is a monohybrid one. Further, it might be pointed out that the results of the reciprocal crosses, as usually in *Malva*, were identical. Thus the serration of the leaves and the very sharply pointed sepals (the *oxyloba*-characteristics) were due to one single Mendelian factor, *O*, (in the following called the »*oxyloba*-factor») with pleiotropical effect in leaves and sepals. Of course, it is possible that separate, coupled factors involving these characteristics are present. In such a case the degree of coupling must be rather high as I never observed any individual with serrate leaves and sepals of *parviflora*-type, nor crenate leaves and sepals of *oxyloba*-type.

Although the  $F_2$ -generation manifests monohybrid segregation I thought it advisable to raise the  $F_3$ -generation. It is of course always valuable to raise this generation even in the case of monohybrid segregation, and as regards this particular one it became necessary, as HEDLUND (1907) has given quite another record of this cross. In »Meddelanden om Alnarps institut och egendom 1920» HEDLUND says, however, that these species »by crossings form a monohybrid and, therefore, the origin of new types by means of re-combination is out of question». I therefore think it superfluous to discuss his former interpretation.

The result of the  $F_3$ -generation is given in table 2. All descendants of plants of *parviflora*-type — totalling 19 lines with 1268 individuals — bred true in  $F_3$ . 44 lines, descendants of  $F_2$ -plants, of *oxyloba*-type were obtained. 17 lines with 1083 plants in all bred true, and 27 lines showed segregation in *oxyloba*- and *parviflora*-types. The ratio of constant and segregating lines of *oxyloba*-type pro 3 becomes  $1,16 : 1,84$ . The theoretical ratio is  $1 : 2 \pm 0,213$ . The deviation is  $0,159$ , and  $D/m_k = 0,75$ . Thus the agreement is satisfactory. The ratio in the segregating  $F_3$ -lines is 1097 plants of *oxyloba*-type, and 340 of *parviflora*-type. The observed ratio pro 4 is  $3,051 : 0,946$ . The theoretical ratio is  $3 : 1 \pm 0,047$ ,  $D = 0,054$ , and  $D/m_k = 1,16$ . The deviation thus is somewhat greater than allowed. This fact might depend on mere chance.

Although the segregation here recorded has been expounded as being a typical monohybrid one transgressions have been found with regard to the crenation of the leaves. Some  $F_3$ -lines had a much sharper crenation of the leaves than the parent line of *M. parviflora*. The leaves were, as a fact, serrulated. However, when the serrulation was at its extreme it was easily distinguished from the *oxyloba*-serration, and even from that of the heterozygotes, provided that the

plants were passably well-developed. The calyx of this modified *parviflora*-type was somewhat smaller than that of the parent line. Any transgression with regard to the *oxyloba*-serration could not be ascertained with certainty as the modification was too great in this type.

TABLE 2. *The F<sub>3</sub>-generation of the cross M. oxyloba × parviflora.*

Field no.	<i>Oxyloba</i> -type	<i>Parvifl.</i> -type	Field no.	<i>Oxyloba</i> -type	<i>Parvifl.</i> -type	Field no.	<i>Oxyloba</i> -type	<i>Parvifl.</i> -type
38	67	—	46	28	13	81	47	18
39	73	—	48	45	9	83	21	9
45	65	—	49	45	16	84	—	66
47	63	—	51	59	20	85	—	78
50	56	—	53	21	7	86	—	58
52	65	—	54	53	8	87	—	39
57	74	—	55	50	15	88	—	71
60	69	—	56	53	17	89	—	62
61	63	—	58	52	11	90	—	55
62	74	—	59	54	13	91	—	96
65	49	—	63	46	14	92	—	86
72	65	—	64	39	16	93	—	108
73	60	—	66	67	12	95	—	62
75	46	—	67	35	13	96	—	60
76	69	—	68	22	7	97	—	53
79	62	—	69	39	16	98	—	62
82	63	—	70	54	16	99	—	63
40	7	3	71	37	16	100	—	62
41	10	3	77	52	14	101	—	74
43	27	8	78	41	18	102	—	44
44	57	11	80	36	17	103	—	69

Such a transgression in monohybrid segregation was recorded the first time by NILSSON-EHLE (1909) with regard to the black colour of the glumes in oats. *F<sub>3</sub>*-lines were found with glumes darker or lighter than those of the black parent, although the segregation otherwise was monohybrid. These transgressions depend on the presence of modifying factors in either parent. In the case of the cross *M. oxyloba* × *parviflora* the factor modifying the crenulation of the leaves probably is present in the *oxyloba*-parent. This presumption is also sustained by the behaviour of the chimæra treated below.

Thus the results of the segregations in  $F_3$  confirm the presumption of a monohybrid segregation in  $F_2$  as regards the species characteristics. The occurrence of transgressions due to the presence of modifying factors does not invalidate this assumption; true, monohybrid segregation without the play of such factors is probably rather rare.

b. PLEIOTROPISM OF THE OXYLOBA-FACTOR.

The very different habitus of *M. oxyloba* and *M. parviflora* encouraged the investigation of other pleiotropical effects of the



Fig. 4. *M. parviflora*.

*oxyloba*-factor. The greater slenderness of the *oxyloba*-types proved to be correlated with this factor and was found to be due to the smaller leaves of this type.

Another difference not especially mentioned in the diagnoses are the differences seen in the height and thickness of the stem. At the end of the summer the stem of *M. parviflora* seems to be distinctly

taller and thicker than that of *M. oxyloba*. It lies close at hand to ascribe these differences to a pleiotropical effect of the *oxyloba*-factor.

In order to ascertain whether or not these differences were due to a pleiotropic effect a  $F_2$ -generation was raised in 1923. Unfortunately it was not possible to sow  $F_1$  for comparison.

The length, as well as the diameter of the stem, are easily influenced modificatorily by external conditions. In order to neutralize this influence as much as possible the planting was performed in the following manner. When the plants had developed 3—4 leaves and attained proper size for planting the *parviflora*- and the *oxyloba*-types were easily distinguished. The latter were then planted in zigzag as shown in table 3. The parental lines were planted at equal intervals for comparison.

TABLE 3. Scheme of planting  $F_2$  of the cross  
*M. oxyloba*  $\times$  *parviflora*.

o	o	o	p	o	o	o	o	o	p
o	o	p	o	p	o	o	o	p	o
o	p	o	o	o	p	o	p	o	o
p	o	o	o	o	o	p	o	o	o

The height of the plants was measured at the end of October when growth in the main had ceased. A small number of plants was planted about a week later than the main portion, but at this time they had attained about the same height as the other.

Any marked difference between the  $F_2$ -lines was not to be seen; neither any noticeable difference between the first and the last planted part of the culture. Therefore all  $F_2$ -numbers are brought together in one series. The results of the experiment are demonstrated in table 4.

It is at once seen that the difference between the height of *M. parviflora* and *M. oxyloba* is rather great.  $D = 17,71$  and  $D/m_{(10)} = 21,60$ . The  $F_2$ -plants of *parviflora*-type are also taller than those of *oxyloba*-type;  $D = 9,37$  with  $D/m_{(10)} = 16,67$ .

This rather large difference between the height of the *parviflora*- and the *oxyloba*-types in  $F_2$  — about 17 times its standard error — unveils an important effect of the *oxyloba*-factor. Now the question arises whether the difference in height seen in the parent lines is due

to the pleiotropism of the factor *O* only, or whether it is partly due to separate factors for plant height. The latter opinion, a priori, might be regarded the most probable. The fact is clearly brought out by a comparison of the height of the two  $F_2$ -types and that of the parent-lines. The *oxyloba*-type, however, is not suitable for this purpose as it is impossible to distinguish the heterozygotes and the homozygotes with certainty, as mentioned before. It is believed that the heterozygotes are taller than the homozygotes as the dominance is not complete. The difference between the average height of the *parviflora*-parent and that of the *parviflora*-type in  $F_2$  is 9,57 cm., and  $D/m_{(D)} = 15,11$ . The  $F_2$ -plants of *parviflora*-type are thus distinctly lower than the *parviflora*-parent, which may depend on segregation of separate factors for height in the parent line.

TABLE 4. *The height of the plants in the cross M. oxyloba × parviflora at the end of October.*

Height in cm.		70	80	90	100	110	120	130	140	Mean	m(M)
<i>M. parviflora</i> .....		—	—	1	4	20	60	23	6	115,43	0,465
<i>M. oxyloba</i> .....		4	19	32	13	24	8	—	—	87,90	0,675
$F_2$	<i>Oxylob</i> -type.....	5	31	107	135	190	114	18	11	97,72	0,269
	<i>Parvifl</i> -type .....	—	4	19	31	77	59	19	7	105,86	0,410

As regards the diameter of the stem a pronounced difference is also at hand between *M. parviflora* and *M. oxyloba* (see table 5.) The difference is 5,45, and  $D/m_{(D)} = 16,12$ . The difference between the *parviflora*- and *oxyloba*-types in  $F_2$  is smaller, only = 0,98,  $D/m_{(D)} = 4,88$ . This value is rather small, it is true, but the result from all the  $F_2$ -lines points in the same direction, and, therefore, the assumption of a pleiotropical effect of the factor *O* on the diameter of the stem is considerably strengthened. The larger diameter of the stem of *M. parviflora* seems also to be due to separate factors involving this character. This is made plausible, when the means of the *parviflora*-types of the parent line and in  $F_2$  — the *oxyloba*-types are less convenient for this purpose by reasons mentioned above — are compared. The difference between the stem-diameter of the *parviflora*-parent and that of the *parviflora*-types in  $F_2$  is 2,46,  $D/m_{(D)} = 9,01$ .

An attempt was also made to settle the question whether or not differences as to earliness were to be found in these species. As

standard of the earliness the time of the opening of the first flower was discarded. The flowers are small and, therefore, this character is less convenient. The height of the plant, measured immediately upon shooting, was instead used. The work was interrupted by rainy weather, and it became necessary to treat the last planted individuals separately; the values obtained are divided into three groups.

TABLE 5. *The diameter of the stem in  $F_2$  of the cross  $M. oxyloba \times parviflora$  at the end of October.*

Diameter in mm.		10	12	14	16	18	20	22	24	26	Mean	$m_{(D)}$
$M. parviflora$ .....		—	—	—	6	25	35	32	15	2	19,54	0,208
$M. oxyloba$ .....		4	15	37	12	12	8	2	—	—	14,09	0,267
$F_2$	<i>Oxyloba</i> -type ....	2	18	95	204	192	86	29	6	2	16,10	0,095
	<i>Parvifl.</i> -type .....	—	2	20	66	71	42	16	4	—	17,08	0,177

The differences in height:  $M. parviflora \div M. oxyloba$  in the three groups were  $+ 8,93 \pm 1,35$ ,  $- 4,70 \pm 1,56$  and  $+ 3,51 \pm 1,59$ . The values of  $D/m_{(K)}$  are 6,25, 3,01 and 2,02.  $M. parviflora$  thus is earlier than  $M. oxyloba$  in two cases, in the third case the latter species is the earlier. These facts do not indicate any real difference in earliness in the parent lines. The differences between the *parviflora*- and *oxyloba*-types in  $F_2$  were  $- 2,44 \pm 0,76$ ,  $- 3,07 \pm 0,81$ , and  $- 1,11 \pm 1,13$ . The  $D/m_{(D)}$  values were 3,21, 3,79 and 1,01. In  $F_2$  the *oxyloba*-type thus seemed to be a little earlier. The differences, however, are statistically insignificant. I therefore omit the table records.

Several cases of pleiotropism of the *oxyloba*-factor have thus been found; several additional, however, might be present. The fruits, for instance, are heavier in  $M. parviflora$  than in  $M. oxyloba$ , and the same may be the case in the  $F_2$ -types. The vitality of the *parviflora*-types, on the whole, seems to be much greater than that of the *oxyloba*-types, a fact of great importance for the understanding of the geographical distribution of these species.

In the above a pleiotropical effect of the *oxyloba*-factor has been assumed. A coupling between this factor and separate factors for height and stem-diameter is also possible. The first assumption, however, seems to be the most probable. The smaller dimensions of the stem in the *oxyloba*-types are no doubt due to a pleiotropical effect of the *oxyloba*-factor revealed in the reduced surfaces of assimila-

tion. Thus the reduced assimilation in this type accounts for the weaker growth of the stem.

### c. THE GENETICS OF A CHIMÆRA IN *M. OXYLOBA*.

A rather interesting chimæra was found in my cultures. A plant in my pure line of *M. oxyloba* had developed a few leaves near the ground which resembled the leaves of the heterozygote (Fig. 12 b. pag. 274). The leaves of a branch somewhat farther up on the main axis (Fig. 12 c) were all of *parviflora*-type (indistinct in the figure). The crenulation of the leaves of this branch, however, had not the same character as that of the *parviflora*-parent; it resembled the serrulated *parviflora*-types obtained in  $F_2$  and  $F_1$  of the cross *M. oxyloba*  $\times$  *parviflora*. Other branches had typical *oxyloba*-leaves. The upper part of the main axis was destroyed by rabbits.

Schematic drawings of the sectorial chimæra are seen in Fig. 13. The branches with nos. from 6—26 had leaves of typical *oxyloba*-serration. The leaves with nos. 35—52 had typical heterozygote serration. Those with nos. 27—34 were somewhat dubious as to this character; those with nos. 1—5 were of the serrulated *parviflora*-type. Classification of the leaf types by means of the correlation found between the leaf characteristics and the shape of the sepals was unfortunately impossible. The plant was growing in the experimental field and became rather large before the chimæra was observed. It was then potted and isolated indoors in order to get controlled, selfed seeds. As this was made at the end of the vegetation period starvation of the plant became unavoidable; the sepals became small and the different types were hard to distinguish from each other. A photo of the chimæra is given in fig. 12 (pag. 274). Unfortunately the branch with leaves of *parviflora*-type is very indistinct.

The seeds of the fruits on the branches next to the main axis were sown separately, those of the more distant branches were as a rule treshed and sown together. The plot numbers in table 6 correspond to the numbers on the branches in fig. 13. When several fruits are at hand they are marked 1 a, 1 b, 1 c, etc.

Comparing fig. 13 and table 6 it is at once evident that no thorough-going correspondence is found between the phenotype of the leaf and the genetics of the seeds in its axil. However, those in the axils of the *oxyloba*-leaves (nos. 6—26) always gave birth to typical *oxyloba*-plants. All fruits with nos. 1—5, with the exception

TABLE 6. The genetics of a sector in *M. oxylepis*.

Num- ber	Parent type	Parvifl.-		Num- ber	Parent type	Ory- loba- type	Parvifl.-		Num- ber	Parent type	Oxygloba	Parvifl.-	
		Ory- loba- type	ser- cren.				type	ser- cren.				type	ser- cren.
1	Parvifl.	25	3 —	5d	Parvifl.	2	5 —	17	Oxygloba	14	—	—	—
2	"	5	20 —	5e	"	5	3 —	18	"	9	—	—	—
3a	"	4	3 —	5f	"	2	1 1	19	"	12	—	—	—
3b	"	9	1 —	5g	"	9	—	20	"	8	—	—	—
3c	"	3	4 —	5h	"	5	3 —	21	"	8	—	—	—
3d	"	4	1 1	5i	"	5	2 —	22	"	6	—	—	—
3e	"	1	3 2	5j	"	7	—	23	"	8	—	—	—
3f	"	6	1 —	5k	"	7	1 —	24	"	15	—	—	—
3g	"	4	3 2	6	Oxygloba	5	—	25	"	4	—	—	—
4a	"	6	1 —	7	"	8	—	26	"	3	—	—	—
4b	"	7	1 —	8	"	20	—	27a	Heter?	8	—	—	—
4c	"	7	2 —	9	"	8	—	27b	"	3	—	—	—
4d	"	8	1 —	10	"	7	—	28	"	3	—	—	—
4e	"	5	4 —	11	"	2	—	29	"	8	—	—	—
4f	"	8	2 —	13	"	5	—	30	"	3	—	—	—
5a	"	—	3 —	14	"	25	—	31	"	2	—	2	—
5b	"	1	—	15	"	8	—	32	"	5	2	—	—
5c	"	2	6 —	16	"	9	—	32a	"	8	2	—	—



of 5 g and 5 j, showed segregation, although the leaves were of *parviflora*-type (nos. 5 a and 5 b are left out of consideration as the number of descendants is too small). In all 129 plants of *oxyloba*-type, 74 of the *serrulated parviflora*-type and, surprisingly enough, 6 of



Fig. 5. *M. crispa*.

*crenate parviflora*-type were obtained from this branch. The ratios then are not the outcome of ordinary Mendelian segregation; the number of *oxyloba*-types is much too small. A glance at the table confirms the irregular segregation. No. 1, for instance, gave 25 plants of *oxyloba*-type, and 3 of *parviflora*-type; no. 2 only 3 of the first type while 20 of the last mentioned type. The crenate type might have originated through mutation or vegetative segregation. Nos. 36—38 of the typical heterozygote branches gave birth only to *oxyloba*-types, 55 plants in all. Nos. 39—42, and 48—49 of this type showed segregation in 20 plants of *oxyloba*-type and 8 of the *serrulated parviflora*-type (no. 50 is excluded). Some branches developed indoors, and in some cases

it was difficult to decide whether they belonged to the heterozygote type or to the serrulate *parviflora*-type. They are marked »Heter.» in the table. The descendants of nos. 27 a—30, 33 b, and 47 were all *oxyloba*-types; the number of descendants, however, was in some cases too small to allow safe conclusions to be drawn as to the constancy. The

other numbers showed segregation in 48 *oxyloba*, 21 *serrulate parviflora*, and 2 *crenate parviflora*.

The cause of the peculiar genetical behaviour of the chimæra may partly be due to differences in the constitution of the epidermis and of the sub-epidermal tissue, from which the germ-cells originate. This might be the case with branch with nos. 1—5; although *parviflora*-type, its descendants showed segregation. The same may be the case with nos. 35—38; although the leaves and the calices showed *heterozygote*-type the descendants were all true *oxyloba*. The cause of the irregular segregations, for the rest, may depend on the presence in one and the same fruit of sectors with different genetical constitution. Phenotypically this plant may be regarded a sectorial chimæra. The genotypical behaviour proves that it also is a periclinal chimæra.

The behaviour of this chimæra reminds one of the genetics of a speltoid mutation recorded by AKERMAN (1920), as well as that of the periclinal chimæras in *Nicotiana* investigated by CLAUSEN and GOOD-SPEED (1923). In these cases the mutation involved the epidermis only, the germ-cell producing layers were unchanged.

The origin of the above discussed chimæra may be due to a mutative change in the vegetation-point resulting in the occurrence of the heterozygote-type. Then another mutation has taken place, which has given rise to the serrulate *parviflora*-type, or it is perhaps the result of vegetative segregation. The appearance of the crenate



Fig. 6. *M. pulchella*.

*parviflora*-type may be due to a new mutation. That vegetative segregation gave rise to the original heterozygote does not seem probable as the chimæra sprung from a pure line cultivated during several years; any vestige of segregation was not observed before or after the occurrence of the chimæra. It is even possible, indeed, that *M. oxyloba* is a periclinal chimæra. The origin of the sectorial chimæra in question would then be analogous with the chimæras in *Bouvardia* and *Pelargonium* investigated by BATESON (1916, 1921, 1923).

The serrulate *parviflora*-type, originating from this chimæra, was quite of the same appearance as the one originating from the cross *M. oxyloba* × *parviflora*. The crenate *parviflora*-type was identical, at least phenotypically, with *M. parviflora*, and it was similarly *much more vigorous* than is the case with *M. oxyloba*.

Provided that the origin of the chimæra was due to negative mutation — and this I consider most probable — it offers much of interest from an evolutionary point of view. Evolution by means of mutation is advocated by most biologists, but the mutations found up till now are affected with serious drawbacks; they are all less viable than their creators, irrespective of the kind of mutation (whether positive or negative). Of course, BAUR'S (1924) »Kleinmutationen» may form an exception, but the existence of these mutations is by no means experimentally proved, and it is therefore impossible to express any opinion as to their viability. The effect of the »*oxyloba*-factor», however, is of such a nature that I do not believe it correct to attribute any greater significance to this mutation from an evolutionary point of view. This factor might be regarded as an inhibiting factor. Its presence prevents the development of rather large parts of the leaves, resulting in the serrate leaves of the *oxyloba*-type. It is evident that the loss of such a factor, causing considerable increase in the assimilating leaf surfaces also brings on increased vigour. If the mutation itself had resulted in an inconsiderable decrease in the viability — I am under the impression that this holds true in mutations — this mutation would become concealed by the increased size due to the increased assimilation. However, experimental investigation of this subject may be rather cumbersome.

#### d. THE SYSTEMATICAL CLASSIFICATION OF *M. PARVIFLORA* AND *M. OXYLOBA*.

*M. parviflora* was described as a species already by LINNÆUS (1753), *M. oxyloba* not until 1849 by BOISSIER. The latter probably

escaped attention on account of its limited geographical distribution. mentioned below. BOISSIER considered these species well-defined. The question may be raised, however, whether it would not be more correct to unite them into one species.

The difference between the two plants lies mainly in the different serration of the leaves and in the different shape of the calyx. It is true, these differences cause a rather different habitus, but the two characteristics are both due to one single, Mendelian factor, and, consequently, show monohybrid segregation in  $F_2$ , when crossed. The presence of transgressions, due to factors with small effect, does not invalidate this fact. The serrulated  $F_2$ -plants of *parviflora*-type would also be put into the species *M. parviflora* by the systematist. It might therefore be correct to consider this species-crossing as monohybrid. Moreover, the hybrid has as good a fertility as that of the parents. These facts speak much in favour of uniting the two forms in one and the same species. The next question touches upon the denomination and the eventual dividing up of the species in main type and variety.

It should perhaps be most correct from a genetical point of view to describe *M. oxyloba* as the species and *M. parviflora* as the variety. The former has a factor with a marked morphological effect, absent in the latter. Moreover, the origin of *M. parviflora* from an individual of *M. oxyloba* has been observed, viz. in the chimæra discussed above. Of course, it is possible that *M. oxyloba* primarily originated from *M. parviflora*, for instance by means of a positive mutation.

When it comes to the question to settle the systematical rank of the two forms geographical distribution may be of importance. In the following a summary is given of the geographical distribution of the species. It is based upon lists from the floristic handbooks and upon dried specimens in the herbarium of the Lund Botanical Institution. The list of localities claims by no means completeness but, nevertheless, it may give a good idea of the differences as to geographical distribution.

*M. parviflora* is found in the following countries. *Europe*: Dalmatia, Denmark, England, France, Germany, Græcia, Norway, Portugal, Russia, Spain, Sweden. *Asia*: Affgânistan, Central-Arabia, Cyprus, Daghestan, Himalaya, Levant, Palestine, Panjab, Persia, Sind, Trans-Caucasus. *Africa*: Algeria, Barbary, the Canaries, Cyrenaica, Egypt. Madeira, Morocco, Nubia, Tripolis, Tunis. *America*: Argentine, Brazil, Mexico, U. S. A. *Australia*: adventive in several places.

*M. oxyloba* is reported from only three localities, viz. Cyprus, Palestine and Syria.

The list gives a good idea of the different distribution of these species. *M. oxyloba* seems to be confined to a few places in the near Orient. *M. parviflora*, on the contrary, may nowadays be considered cosmopolitan; it is found in all countries, where the climate does not prove an obstacle. The probable cause of the limited geographical distribution of *M. oxyloba* may be sought for in the decrease in vitality induced by the *oxyloba*-factor.

The wider distribution of *M. parviflora* seems to favour the notion that this form is the »real» species and *M. oxyloba* only one of its varieties. From a systematical point of view the denomination *M. parviflora* as a species name, including both forms, will be the correct one, as this name has priority.

The ecologist should also accept this name; from an ecological point of view either of the names might be used as species denomination. A species growing under rather different ecological conditions will in time become differentiated in types of different appearance and, as a rule, in different biotypes or biotype groups. The sum of these biotypes or biotype groups, or *ecotypes*, to follow the appropriate terminology of TURESSON (1922), is the species in nature (the *ecospecies* of TURESSON). If the ecotypes once have been denominated the name to be applied as the species name, including all of them, is immaterial, as they all are equivalent with one another.

At first I was inclined to regard *M. parviflora* and *M. oxyloba* as ecotypes of one and the same species. The geographical distribution and the disadvantageous pleiotropism of the *oxyloba*-factor caused a change, and I am now of the opinion that *M. oxyloba* is only an occasional variation of *M. parviflora*, a dominant *laciniata*-type; its systematical value may not be greater than that of similar *laciniata*-types found in other species.

### 3. MALVA NEGLECTA × PUSILLA.

*M. neglecta* × *pusilla*. Stem when young erect, when fully developed prostrate; branches prostrate (Fig. 17, pag. 285), both with simple and stellate hairs. Epicalyx of bracts of intermediate shape, 0,80 of the length of the calyx. Sepals intermediate in shape, margin slightly crisp with hairs turned in all directions (Fig. 10, 13, pag. 270). Petals whitish with darker stripes, about two times the length of the calyx (Fig. 11, 13, pag. 272). Sterile centre of the fruit 33,5 % of the dia-

meter of the fruit. Carpels about 12, with somewhat raised margin (Fig. 14,2, pag. 280), rugose. »Pollen-fertility» 69 %, fertility of the ovules 73 %.

Any marked dominance of either parent is scarcely at hand. The characteristics were either intermediate, or else one parent showed imperfect dominance or prevalence. The most distinct characteristics of the hybrid, which at once distinguish it from the parent species, are the size of the flowers (almost as large as those of *M. neglecta*)



Fig. 7. 1) *M. neglecta*, 2) *M. pusilla*, 3) *M. oxyloba*.

and the distinctly raised margin of the carpels (resembling that of *M. pusilla*).

A pronounced decrease in the fertility had evidently taken place. The percentage of apparently well-developed pollen grains in *M. neglecta* and *M. pusilla* was resp. 96 % and 90 %; in the hybrid it was 69 %. The percentage of carpels developing seeds was 96 %, 96 %, and 73 % respectively.

As is to be seen from the diagnosis given the characteristics of the hybrid are in full accordance with the description given by NEUMAN (1901). The only dissension pertains to the pollen, which, according to NEUMAN, is poor. Whether or not 69 % well-developed pollen grains should be regarded as »poor pollen» is a matter of opinion.

a. THE  $F_2$ - AND  $F_3$ -GENERATIONS.

The segregation of a number of the most important characteristics has been examined, and special attention has been called to those characters, which are considered to have special systematical value, viz. the nature of the margin of the carpels and the size of the flowers. In measuring the latter the method described above has been used (pag. 237, line 19). The values, therefore, do not refer to the means but to the largest flower. The distance between the flower-axis and the tip of the petal gives the size of the flowers. The variation in  $F_2$  is tabulated table 7.

TABLE 7. Size of the flowers in  $F_2$  of the cross *M. neglecta*  $\times$  *pusilla*, 1924.

Length in cm.	8	9,5	11	12,5	14	15,5	Mean	Standard deviation	Coefficient of variation	
<i>M. neglecta</i> .....	—	—	1	13	84	63	1	13,71	0,975	7,11
<i>F</i> <sub>1</sub>	—	—	1	11	23	2	—	12,80	0,938	7,33
<i>M. pusilla</i> .....	5	67	53	—	—	—	—	9,33	0,845	9,06
<i>F</i> <sub>2</sub>	—	5	38	121	120	13	—	12,24	1,224	10,00

The variation in *M. neglecta* and in  $F_1$  was about the same, as is shown by the values of the coefficient of variation. The relative variation in *M. pusilla* was decidedly greater, due to differences in the soil in these plots. In 1925 the relative variation in both species was about the same. The size of the flowers of  $F_1$  was in 1924 and 1925 0,93 and 0,86 respectively of that of *M. neglecta*. This species thus showed a rather pronounced prevalence of this characteristic. The variation in  $F_2$  was continuous, and plants were obtained with flowers of the same size as the means of the parent-species, although no plants were as large as the largest one of *M. neglecta*, or as small as the smallest one of *M. pusilla*.

An account of the variation in  $F_3$  is given in table 8. A detailed table would take too great space, and therefore only the number of the plants and the statistical characteristics are tabulated. Nos. 304—380 are  $F_3$ -lines; a few lines are omitted as the number of plants in these was too small. The parent species and the  $F_1$  were grown the same year for comparison. In order to make the variation in  $F_3$  as clear as possible the means are arranged in a series in table 9.

TABLE 8. Size of the flowers in  $F_3$  of the cross *M. neglecta*  $\times$  *pusilla*, 1925.

Field no.	Number plants	Mean	Stand. deviat.	Coeff. variat.	Field no.	Number plants	Mean	Stand. deviat.	Coeff. variat.	Field no.	Number plants	Mean	Stand. deviat.	Coeff. variat.
<i>M. neglecta</i>	105	13.36	0.770	5.76	327	28	12.93	1.556	12.03	356	72	11.61	1.136	9.78
$F_1$	19	11.54	0.880	7.63	328	67	12.40	1.384	11.16	357	68	12.76	0.942	7.38
<i>M. pusilla</i>	130	8.91	0.488	5.48	330	46	13.39	1.150	8.59	358	20	13.60	1.280	9.41
304	57	10.65	0.848	7.96	331	27	10.63	1.094	10.29	359	54	14.74	1.022	6.93
305	35	11.97	0.999	8.35	332	31	13.16	1.416	10.76	360	42	12.91	1.376	10.66
306	52	11.15	0.948	8.50	333	57	11.11	0.582	5.24	361	59	13.27	1.248	9.40
307	50	11.72	1.184	10.10	334	49	11.57	1.068	9.23	362	45	11.00	0.942	8.56
308	29	12.17	1.116	9.17	335	20	13.30	1.144	8.60	363	41	11.68	1.136	9.73
309	35	10.71	1.184	11.06	336	35	11.11	0.950	8.55	365	21	11.76	1.204	10.24
310	27	10.33	1.088	10.53	337	33	13.67	1.364	9.98	367	31	11.58	1.158	10.00
311	62	11.90	0.994	8.35	338	59	10.97	1.104	10.06	368	27	11.22	0.994	8.86
313	54	12.16	1.186	9.74	339	49	11.73	1.440	12.28	369	29	13.28	1.256	9.46
314	38	11.05	0.854	7.73	340	40	14.20	1.166	8.21	370	76	14.13	1.092	7.63
315	28	13.50	1.154	8.52	341	59	12.69	1.028	8.10	371	44	12.59	1.142	9.86
316	79	12.52	0.908	7.25	343	38	8.89	0.446	5.02	372	29	11.14	1.166	10.47
317	24	12.92	0.702	5.43	344	30	10.80	1.194	11.06	373	35	13.29	1.084	8.16
318	28	11.07	1.132	10.23	345	49	9.29	0.700	7.53	374	27	10.56	0.832	7.88
319	52	11.54	1.264	10.95	350	34	12.65	1.134	8.96	375	35	11.11	0.820	7.38
320	23	9.35	1.272	13.60	351	25	12.44	1.036	9.06	376	27	11.30	1.303	11.50
322	36	11.39	0.792	6.95	352	58	12.38	1.064	8.59	377	57	12.02	1.192	9.92
323	50	11.96	1.588	13.28	353	52	12.15	0.988	8.13	378	33	10.52	0.988	9.39
325	27	12.41	1.064	8.57	354	30	12.40	1.052	8.48	379	24	12.08	0.996	8.25
326	44	12.23	1.114	9.35	355	51	12.53	1.504	12.00	380	52	11.62	1.076	9.26

The means of most of the  $F_3$ -lines are intermediate and group themselves around the mean of  $F_1$ ; they are thus lying nearer the mean of *M. neglecta* than that of *M. pusilla*. Transgressions were obtained, as plants with larger flowers than those of *M. neglecta* were found. The mean of line no. 359, for instance, is 14.74, while that of *M. neglecta* is 13.36. The difference is  $1.38 \pm 0.158$ , and  $D/m_{(D)} = 8.73$ . Of course, the transgressions may be due to modification, but this assumption seems less probable. Any transgression in the other direction was not at hand as no lines with smaller flowers than in *M. pusilla* were obtained. The difference between the smallest (no. 343) and



*M. pusilla* is  $0.02 \pm 0.004$ , with  $D/m_{(D)} = 0.24$ . An examination of the coefficients of variation shows that the lines with extreme size of flowers have about the same values as the parent lines. It seems therefore probable that these lines are homozygous, at least to a very high degree. The coefficients of variation of several intermediate lines were also of the same value as that of the parent lines. Probably also these lines were fairly homozygous. However, it may be incorrect to pay too great attention to the coefficient of variation on account of the disturbing effect of the modification. A definite settling of this question can only be made by raising the  $F_4$ -generation.

TABLE 9. *The means of the flower size in  $F_3$  of the cross  $M. neglecta \times pusilla$ , 1925.*

Flower size in mm.	9	10	11	12	13	14	
Number of $F_3$ -lines .....	1	2	8	23	20	9	3

A comparison of the variation in the  $F_2$ - and in the  $F_3$ -generations indicates a segregation involving several factors. Their number is probably not great, as  $F_3$ -lines of the same type as that of the parents were obtained in the relatively small  $F_3$ -generation; the plants, moreover, were selected at random. It is true, transgressions were found with larger flowers than in *M. neglecta*. All these transgressive lines, however, were homozygous, or almost homozygous, to judge from the coefficients of variation. Any guess at the number of factors for the size of the flowers must be considered futile.

In *M. neglecta* the margin of the carpels is rounded (Fig. 14, 1, pag. 280), in *M. pusilla* (Fig. 14, 3, pag. 280) it is raised. In the hybrid (Fig. 14, 2, pag. 280) the raised margin is quite distinctly seen when the fruits still are green, although not quite as pronounced as in *M. pusilla*; in mature fruits the margin becomes rather indistinct contrary to the latter species, where the characteristic is retained also in ripe fruits.

Several types of »raised margin» as well as plants with rounded one were obtained in  $F_2$ . It was possible to keep the two groups separated from one another with some degree of certainty. The different shadings of raised margin showed continuous variation from types resembling *M. pusilla* to types with an almost indiscernible swelling, much less developed than in  $F_1$ . A classification of the different types of raised margin is therefore omitted.

In the  $F_2$ -generation of 1923 280 plants with raised margin, and 24 with rounded were obtained. The segregation evidently is a dihybrid one. The observed ratio pro 15 becomes 13,97 : 2,03; the theoretical ratio is  $15 : 1 \pm 0,222$ ;  $D = 1,03$  and  $D/m_k = 4,64$ . The difference is thus considerably greater than its standard error due to an excess of the rounded type. The cause of this fact may be incorrect classification due to difficulties met with in distinguishing the one-factorial type of »raised margin» from the rounded. As a fact, several plants noted as »rounded» have been found in  $F_3$  to be heterozygous in one of the factors for this character.



Fig. 8. 1) *M. parviflora*, 2) *M. crispa*, 3) *M. pulchella*.

The segregation in  $F_3$  is shown in table 10. Several types with regard to genetical behaviour were present. Some lines were constantly »raised» being sometimes of the *M. pusilla*-type sometimes of the  $F_1$ -type (or with still less pronounced swelling), others showed segregation in different types. However, no attempt was made to classify these types. Other lines showed segregation in raised and rounded types, either according to the mono- or to the dihybrid scheme. Still other lines were constantly rounded. The ratio between »raised» and »rounded» is not calculated pro 4 or pro 16. Statistically this method, or the calculation of the frequency percentage, would have been more correct. The method used has the advantage of being more perspicuous. The first part of the table includes the constantly raised types, the second

the dihybrid lines, the third the monohybrid and the fourth the constantly rounded types.

The theoretical and the observed values for »raised» and »rounded» in the  $F_2$ -segregation do not agree satisfactorily. In the assumed 15 : 1 segregating lines, totally raised or rounded, were obtained in the ratio 331 : 32. The observed value pro 16 becomes 12,47 : 3,53;  $m_{(K)} = 0,203$  and  $D/m_{(K)} = 12,45$ . In the monohybrid lines the values become 330 : 148; pro 4 the ratio becomes 2,76 : 1,24 with  $m_{(K)} = 0,079$  and  $D/m_{(K)} = 3,03$ . The correspondence is thus rather poor, especially with regard to the dihybrid type, which probably depends on erroneous classification of the one-factorial, raised type.

TABLE 10. *The segregation of the margin character of the carpels in  $F_2$  of the cross  $M. neglecta \times pusilla$ , 1925.*

No.	Raised	Round.	Ratio	No.	Raised	Round.	Ratio	No.	Raised	Round.	Ratio	No.	Raised	Round.	Ratio
303	17	—	—	345	50	—	—	314	31	5	16,2 : 1	331	22	5	4,4 : 1
304	56	—	—	347	14	—	—	325	29	3	9,7 : 1	332	19	10	1,9 : 1
306	54	—	—	351	22	—	—	344	36	3	12,0 : 1	334	24	18	1,3 : 1
307	49	—	—	355	33	—	—	352	51	5	10,2 : 1	335	10	7	1,4 : 1
310	25	—	—	356	72	—	—	359	41	5	8,2 : 1	350	20	11	1,8 : 1
311	70	—	—	357	67	—	—	363	37	2	18,5 : 1	354	16	6	2,7 : 1
315	23	—	—	358	19	—	—	375	26	3	8,7 : 1	361	27	12	2,3 : 1
318	31	—	—	358	19	—	—	376	18	3	6,0 : 1	371	25	12	2,1 : 1
319	54	—	—	364	17	—	—	308	25	4	6,3 : 1	309	—	35	—
320	41	—	—	365	35	—	—	348	12	2	6,0 : 1	322	—	37	—
330	45	—	—	367	28	—	—	305	25	12	1,7 : 1	324	—	13	—
333	55	—	—	368	24	—	—	316	26	7	3,7 : 1	325	—	27	—
338	59	—	—	369	25	—	—	317	17	8	2,1 : 1	336	—	35	—
340	26	—	—	370	71	—	—	326	27	15	1,8 : 1	337	—	33	—
341	59	—	—	312	13	1	13,0 : 1	327	16	7	2,3 : 1	353	—	52	—
343	38	—	—	313	49	2	24,5 : 1	328	19	12	1,6 : 1	372	—	27	—

Table 11 presents a summary of the genetical behaviour of  $F_2$ . It should at first be mentioned that the isolation of the  $F_2$ -plants was made at random, and therefore a comparison between the observed results in the  $F_2$ -generation with the theoretical ones might be allowed. It should further be pointed out that the number of plants in several  $F_2$ -lines, assumed to be constant, was too small to

allow an irrefutable decision on this point. As is to be seen from the table the observed and the theoretical ratios of constant and segregating lines show as good a correspondence as can be expected when dealing with characteristics so hard to classify as those discussed above. In this connection it should be pointed out that the reason for placing no. 376 with the dihybrid lines and nos. 308 and 348 with the monohybrid is based upon an investigation of the characters of the  $F_2$ -plants and not upon statistical calculation of the ratios in  $F_2$ .

TABLE 11. *The ratio of constant and segregating  $F_3$ -lines in the cross  $M. neglecta \times pusilla$ , 1925.*

	Number of lines	Obs. ratio pro 16	Theoret. pro 16	Deviation	Standard error	D/ $m_k$
Constantly raised .....	29	7,5	7	0,5	0,992	0,50
Dihybrid segregation ...	10	2,5	4	1,5	0,886	1,73
Monohybrid segregation	16	4,0	4	0,0	0,886	0,00
Constantly rounded .....	8	2,0	1	1,0	0,484	2,07

Judging from the results of the segregations it seems probable that the raised margin of the carpels in *M. pusilla* is due to two factors. A and B, with cumulative effect. Either factor causes a raised margin. When in homozygous state one factor causes a swelling of about the same size as that found in the hybrid. The effect of the two factors probably is not quite equal. When only one factor is present in heterozygous state the effect probably becomes rather insignificant, and those plants consequently are distinguished from the rounded types only with difficulty.

The carpels of *M. neglecta*, as pointed out above, are almost smooth, those of *M. pusilla* rather rugose. The hybrid is also rugose but not quite to the same extent as in the latter species. The variation in  $F_2$  is continuous between the parents, and any transgressions were not observed.

An attempt was made to arrange the variation in classes (see table 12). Class 1 corresponds to the rugosity found in *M. neglecta*, class 3 to that of  $F_1$ , and class 5 to that of *M. pusilla*. Evidently the variation may be due to more than one factor, but the number of factors is probably rather small. An old and much used — but none the less rather inappropriate — method of determining the number of factors involved in a continuous  $F_2$ -variation relies upon calculations

of the ratios of types with the same values as those of the parents and upon subsequent comparison of these ratios with the theoretical ones. In this cross plants of the same type of rugosity as that of *M. neglecta* are found in the ratio 1 : 12,3, plants with a rugosity of the *M. pusilla*-type in the ratio 1 : 40,6. The former ratio would indicate a dihybrid segregation, and the latter a dihybrid or trihybrid one. The value of  $D/m_{(K)}$  for an assumed dihybrid segregation becomes 3,10, for a trihybrid 3,35. It seems probable that one of these presumptions is correct, as no transgressions have been found. Attention should also be paid to the fact that the variation shows a distinct skewness. This may be due to an unequal effect of the factors for rugosity, and, further, to the fact that different classes of rugosity show different degrees of modifiability. The most rugose types show greater modifiability than the less rugose types.

TABLE 12. *The variation of the rugosity of the carpels in  $F_2$  of the cross  $M. neglecta \times pusilla$ , 1924.*

Rugosity of carpels	1	2	3	4	5
Number of $F_2$ -plants .....	22	123	105	27	7

The percentage of well-developed pollen in *M. neglecta* was 94,1, in *M. pusilla* 89,7, and in  $F_1$  68,5. Thus the male fertility of the hybrid showed a distinct decrease. The method of determining the male fertility by determining the percentage of well-developed and poorly developed pollen grains, however, is rather crude as pointed out below (pag. 332). The pollen grains noted as poorly developed are certainly unfit for pollination work; whether or not the »good» pollen grains are fit for such work nothing can be said by mere inspection. An examination of the pollen of  $F_2$  has therefore been refrained from.

The calculation of the female fertility was made in the manner described on pag. 237. As regards the parent species the fertility proved to be good. It amounted in 1924 to 97,4 % in *M. neglecta*, and to 97,0 % in *M. pusilla*. In 1925 the values were 94,7 % and 94,1 % respectively. The fertility of the hybrid was both years decidedly lower than that of the parent species, viz. 70,4 % and 76,1 % respectively. A comparison of the sterility in the male and the female sexes shows it to be of about the same order. A comparison of the coefficients of variation of the parent lines in 1924 and 1925 shows that the variation was greater the last year, and that the means were smaller.

The cause of this fact is to be sought in a serious attack of *Malva*-rust during that year. The  $F_1$ -generations seem to behave in quite the opposite way, but the number of plants was too small for a safe interpretation of the difference between the coefficients of variation. It seems probable, however, that the variation in  $F_1$  is greater than that of the parent lines.

TABLE 13. *The fertility of the ovules in the cross M. neglecta*  
*× pusilla, 1924 and 1925.*

% Fertility	60	65	70	75	80	85	90	95	Mean	Standard deviat.	Coefficient of variation
<i>Neglecta</i> 1925	-	-	1	1	1	4	5	19	68	94,7	5,51
$F_1$ »	-	-	2	5	8	2	1	-	-	76,1	4,95
<i>Pusilla</i> 1925...	-	-	-	-	-	7	4	22	42	94,1	4,70
<i>Neglecta</i> 1924	-	-	-	-	-	-	-	3	56	97,2	1,10
$F_1$ »	-	2	4	12	9	7	2	-	-	70,4	6,17
<i>Pusilla</i> 1924...	-	-	-	-	-	-	-	8	67	97,0	1,54
$F_2$ »	4	9	29	43	44	26	9	33	99	84,2	12,05

The variation in  $F_2$  clearly demonstrates the fact that a segregation with regard to fertility and sterility has taken place. Thus the coefficient of variation is about 10 times greater than that of the parent lines and about 1,6 times greater than that of  $F_1$ ; it exceeds in all cases 3 times the standard error of the differences. It is further evident that the curve of variation is two-pointed. In class 85—90 the frequency is only 9, and, when this class is divided into two, it is found that the number of plants in the class 87,5—90 is only 3. Assuming a  $F_2$ -curve composed of two curves, one with a fertility lower than 87,5 % and another with a fertility higher than this value, the number of plants will amount to 161 in the former and to 135 in the latter. The ratio will then be 9 : 7,5. This ratio indicates a dihybrid segregation as to sterility. *M. neglecta* and *M. pusilla* should each have a factor for sterility, and the two factors should together give rise to partial sterility. An indication of the correctness of this assumption may be found in the means of these partial  $F_2$ -curves. The mean of the curve of the lower fertility is 74,2 %, i. e. about the same as that of  $F_1$ ; the mean of the curve with the greater fertility is 96,1 %, i. e. about the same value as that of the parent lines. The values of the

coefficient of variation are also of about the same size as those of the parent lines and the  $F_1$  respectively.

In order to make the variation more clear a graph is given on pag. 281 (fig. 15) demonstrating the behaviour of the fertility in 1924. The number of variants in each curve is reduced to 100. As regards

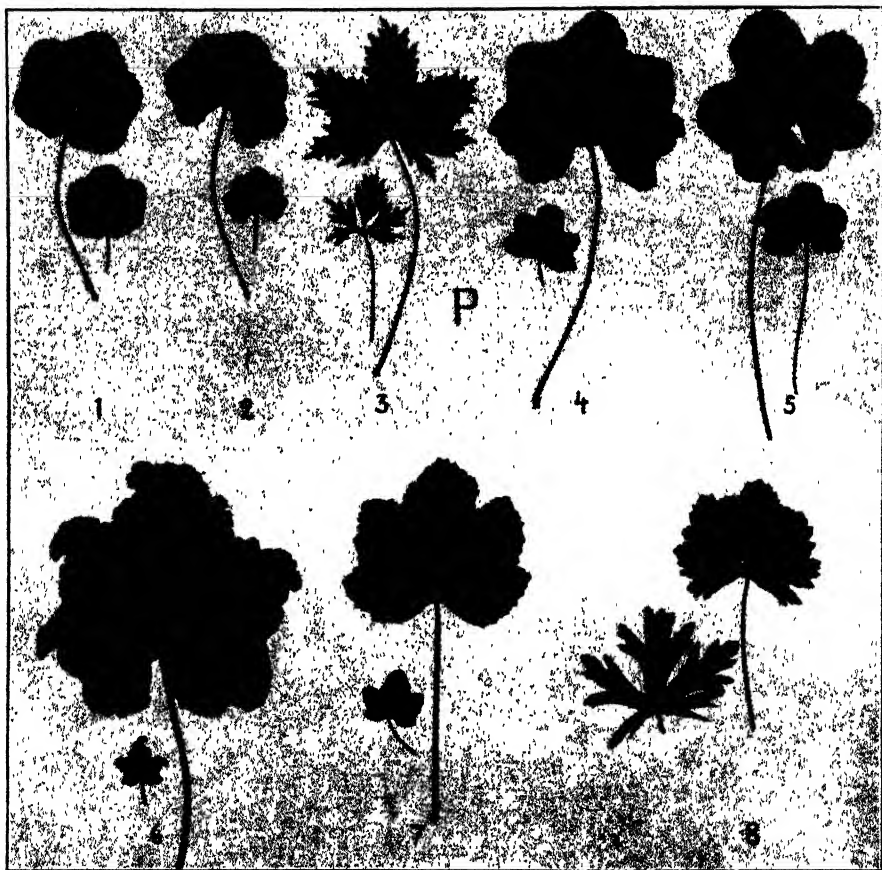


Fig. 9. Leaves of the parent lines. 1) *M. neglecta*, 2) *M. pusilla*, 3) *M. oxyloba*, 4) *M. parviflora*, 5) *M. silvestris*, 6) *M. crispa*, 7) *M. pulchella*, 8) *M. moschata*.

$F_2$  three curves are drawn. One represents the whole  $F_2$ -generation reduced to 100, the others the two partial curves, each reduced to 100 individuals. The parallel course of these latter  $F_2$ -curves and those of the  $F_1$  and of the parent lines respectively is striking.

A verification of the presumption of two factors for partial sterility should be made by a  $F_3$ -analysis. Unfortunately, the working up of

the results of the segregation in  $F_2$  was made so late in the year that the  $F_3$ -plants had already been composted. Originally it was not my intention to continue this part of the experiments as far as to the  $F_3$ -generation, the work being rather tedious and expensive. This fact is the more to be regretted as only very little is known with regard to the genetics of fertility. It is true, a great number of investigations dealing with the sterility or fertility of the  $F_1$ -generations of species-hybrids have been published, but, as far as I know, the investigations are but rarely continued to later generations.

When the hybrid is partially sterile a continuous segregation seems to take place in  $F_2$ . This is either transgressive, as in *Erophila* (ROSEN 1911, 1924), where quite sterile plants appeared, or else the fertility varies between  $F_1$  and the parents, as found by EAST (1921) in *Nicotiana*. According to the works of SAX (1922, 1923), KIHARA (1924) and other workers the sterility seems to be correlated with chromosome behaviour. When plants with different chromosome number are crossed, for instance *Emmer*-wheats with 14, and *Vulgare*-wheats with 21, the  $F_2$ -segregates with parental number of chromosomes will be fertile, those with intermediate number more or less sterile. Plants with intermediate number of chromosomes are, further, morphologically more or less intermediate. A correlation was thus obtained between morphologically intermediate types and poor fertility, on the one hand, and between types more or less resembling the parents and high fertility on the other. Whether the partial sterility in the cross here described has any connection with irregularities in the chromosome distribution is not yet known. Any correlation between morphological type and the fertility was in either case impossible to ascertain. The size of the flowers, for instance, showed exactly the same variation in the highly fertile types as in the poor ones.

A characteristic of the fruit, often emphasized in more detailed floras, is the number of carpels. In *M. neglecta* it usually varies between 12—16, in *M. pusilla* it is about 10 in each fruit. In the lines of the species here treated the mean of *M. neglecta* was found to be 12.94, in *M. pusilla* 10.76, and in the hybrid 11.98. The values are thus in accordance with those given in the diagnosis in NEUMAN (1901).

In table 14 the variation is shown with regard to the means of the different plants. The behaviour of  $F_2$  indicates an intermediate segregation without transgressions. In the main the limits of the variation of the parents was attained. One plant of *M. neglecta*, however, showed 14 carpels as mean, and so high an average was not found



in any of the  $F_2$ -plants, although in exceptional cases fruits were found having this or a still higher number of carpels. For the rest, the variation shows a tendency towards two-pointedness, possibly due to modifications. The variation being continuous it is difficult to state the exact number of factors involved. It is probably rather small, as the variation limits of the parents were already attained by this rather small number of  $F_2$ -plants, and as no transgressions were obtained.

TABLE 14. *The number of carpels in the cross M. neglecta*  
*× pusilla*, 1924.

Number of carpels	10,5	11,0	11,5	12,0	12,5	13,0	13,5	14,0	Mean	Stand. deviat.	
<i>Neglecta</i> .....	—	—	—	—	9	23	23	3	1	12,94	0,432
$F_1$	—	—	4	11	20	—	—	—	—	11,98	0,345
<i>Pusilla</i> .....	19	35	20	—	—	—	—	—	—	10,76	0,363
$F_2$	2	20	79	65	79	38	10	2	—	11,87	0,680

The carpels in *Malva* are arranged in a whorl around the periphery of the fruit. The centre of the fruit, where no carpels are found, supports the stigmas and the stamens. In a certain group of *Fasciculate*, to be discussed below, with the exception of *M. neglecta* and *M. silvestris*, this »sterile centre», as a rule, is rather small compared with the diameter of the fruit.

TABLE 15. *The relative size of the sterile centre of the fruit*  
*in the cross M. neglecta × pusilla*, 1924.

Sterile centre	0,22	0,24	0,26	0,28	0,30	0,32	0,34	0,36	0,38	0,40	Mean	
<i>Neglecta</i> .....	—	—	—	—	1	9	17	22	8	1	—	0,340
<i>F</i> <sub>1</sub>	—	—	—	—	2	9	14	9	1	1	—	0,336
<i>Pusilla</i> .....	—	—	11	35	26	1	—	—	—	—	—	0,275
<i>F</i> <sub>2</sub>	1	3	10	29	64	106	61	18	3	1	1	0,306

Table 15 gives the results of the calculations of the size of the sterile centre compared with the diameter of the intact fruit. In *M. neglecta* it is 34 % of the diameter of the fruit, in *M. pusilla* 27,5 % and in  $F_1$  33,6 %. Thus this characteristic also shows the usual prevalence; in this case over *M. neglecta*.  $F_2$  shows a continuous variation, which may be transgressive. The number of factors may be greater in this segregation than in the segregation treated above.

Some additional characteristics distinguishing these two species have been examined, viz. the length of the epicalyx compared with the calyx, the crispness and the hairiness of the sepals, etc. The epicalyx of *M. pusilla* has almost the same length as the calyx; in *M. neglecta* it is considerably smaller. The longer epicalyx showed prevalence in  $F_1$ , and the segregation in  $F_2$  was continuous as far as could be ascertained. No transgressions were found. The crisp sepals of *M. pusilla* showed prevalence over the smooth sepals of *M. neglecta*. The spreading hairs of the former species also prevailed over the forwards directed hairs of the latter species. In both cases the variation in  $F_2$  was continuous, and no distinct transgressions were seen. The difficulties met with in establishing the genetical constitution of the variation in  $F_2$  are very great, as the differences in question are so slight that the variation in  $F_2$  is almost impossible to classify.

In addition to crossings between these lines of *M. neglecta* and *M. pusilla* two other lines of these species have been crossed. They have been grown in  $F_2$ , and the results are quite in accordance with the results discussed above. It is my intention to enlarge upon them at another occasion. During last summer crossings, including combinations between all my lines of these species, have been made in order to make a more extensive investigation of the genetics of certain characteristics, above all the fertility.

#### b. THE SYSTEMATICAL CLASSIFICATION OF *M. NEGLECTA* AND *M. PUSILLA*.

In his »Species Plantarum» (1753) LINNÆUS proposed *M. rotundifolia* as a species. According to the diagnosis given probably both *M. neglecta* and *M. pusilla* are included in this species. The latter species was broken out and denominated by WHITHERING, and the former obtained the name now current by WALLROTH. A certain confusion in the use of the name *M. rotundifolia* is found in subsequent writings. ROUY (1897), for instance, in his »Flore de France» takes *M. rotundifolia* to mean *M. neglecta*, and NEUMAN (1901) identifies this name with *M. pusilla*.

From a morphological point of view the splitting up of the Linnéan species *M. rotundifolia* into two species does not seem unreasonable. It is true, the vegetative parts of the plants are rather similar, but as regards other organs the differences are important. The fruit-stalks are in both species long and turned downwards, resulting in fruit-clusters of about the same shape. They are decidedly longer, however,

in *M. neglecta*. With regard to the other parts the differences are more important. The small and pale flowers of *M. pusilla* give this species quite another appearance than *M. neglecta*. Moreover, the fruits are of very different shape in the two species.

The question may be raised whether these morphological differences also accord with genetical ones, and whether these latter are im-

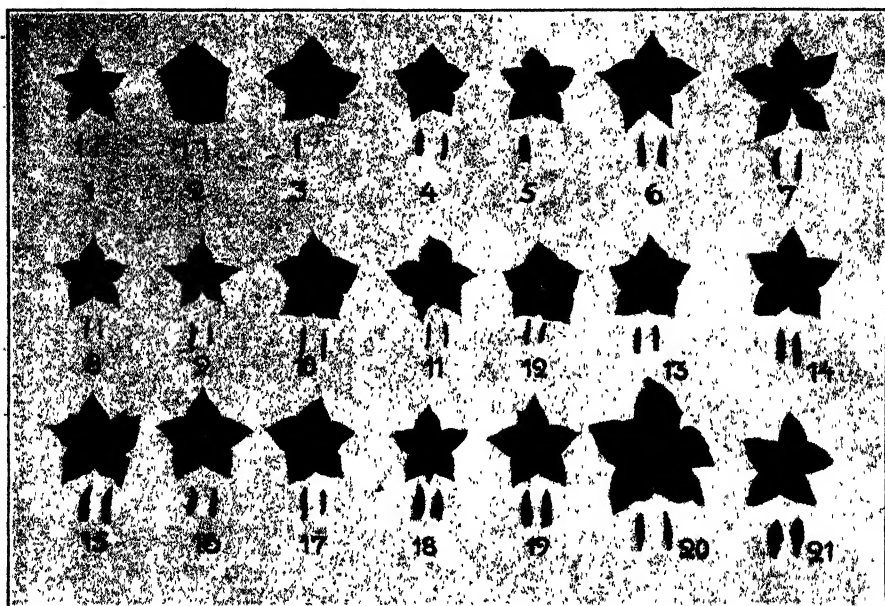


Fig. 10. Calyx of the parent lines and  $F_1$ . 1) *M. oxyloba*, 2) *M. parviflora*, 3) *M. pusilla*, 4) *M. neglecta*, 5) *M. silvestris*, 6) *M. crista*, 7) *M. pulchella*, 8) *M. oxyloba*  $\times$  *parviflora*, 9) *M. neglecta*  $\times$  *oxyloba*, 10) *M. neglecta*  $\times$  *parviflora*, 11) *M. oxyloba*  $\times$  *pusilla*, 12) *M. parviflora*  $\times$  *pusilla*, 13) *M. neglecta*  $\times$  *pusilla*, 14) *M. neglecta*  $\times$  *silvestris*, 15) *M. neglecta*  $\times$  *crista*, 16) *M. neglecta*  $\times$  *pulchella*, 17) *M. pulchella*  $\times$  *pusilla*, 18) *M. crista*  $\times$  *silvestris*, 19) *M. pulchella*  $\times$  *silvestris*, 20) *M. moschata*, 21) *M. Alcea*  $\times$  *moschata*.

portant enough to account for the dividing up of the old Linnéan species into two species. In order to settle this point a summary of the results of the crossings does not seem out of place.

The habitus of the  $F_2$ -plants, as a rule, is intermediate between that of the parent species, although a segregation as to habitus evidently takes place. One plant has been found to be phenotypically identical with *M. neglecta*, although the flowers were a little smaller than those of the parent line; it resembled *M. neglecta* var. *brachypetala* UETR.,

and several plants resembled this species so much that they probably would be identified with it, provided that the parent line of this species had not been grown for comparison. Types resembling *M. pusilla* were altogether absent in  $F_2$ . In  $F_3$ , however, plants were obtained which more or less resembled this species; types similar to *M. neglecta* were also at hand in this generation. The occurrence of types, phenotypically identical or very similar to the parents, in  $F_2$ - and  $F_3$ -generations of limited size indicates, no doubt, a rather great similarity as to the genotypes of the parent species. Another indication of the correctness of this idea may be drawn from the almost total absence of transgressions in this cross. Such transgressions have only been found with regard to the size of the flowers and the sterile centre of the fruit; as regards other characteristics they are entirely absent, and, consequently, no habitually new types are obtained. I am thus under the impression that the factorial differences between the parent lines are very small. As a fact, crossings between varieties of a cultivated plant will often give much more transgressions. On the other hand, the parent species differ from one another in a rather large number of characteristics, each involving several factors; the factorial differences between the genotypes of the parents are therefore by no means insignificant. These facts may be considered pro or contra arguments with regard to the »species value» of *M. neglecta* and *M. pusilla*; the occurrence of partial sterility in  $F_1$  and  $F_2$ , however, ought to be considered a decisive proof of the species value of these species.

Sterility in the  $F_1$ -generation is held among systematists to be a very important proof as to the valuation of a type as species or variety. *Erophila verna* may be cited as an exception. ROSEN (1911) finds sterility in crosses between some types of this species, and, therefore, some combinations are impossible to make. However, in spite of this fact these types are not by him treated as species but as elementary species. It certainly would be of very great interest if this species became further investigated from a combined genetical and systematical point of view.

There is another fact, which favours the assumption that these species are real species, viz. the geographical distribution. *M. pusilla* is the most northerly form; already in southern Germany it is rather rare. *M. neglecta* is a more southerly type. This fact would perhaps seem to be an argument favouring the idea that they are varieties only, the former being the northern and the latter the southern ecotype of the species (cf. TURESSON 1922). In large territories, however, they are

found growing side by side, for instance in the southern and middle parts of Sweden and in large parts of Germany. As soil and other ecological factors are about the same in these localities I do not think it possible to vindicate the ecotypic nature of the two forms.

As far as I can see the species are not conform. Three different lines were grown of *M. pusilla*. One came from an Hungarian soda-steppe in the neighbourhood of Kunszentmiklos, another from the Swedish island Öland, where the vegetation is almost steppe-like, and the third from southern Skåne. The first mentioned was the earliest and the last one the latest type, with a difference in flowering of about

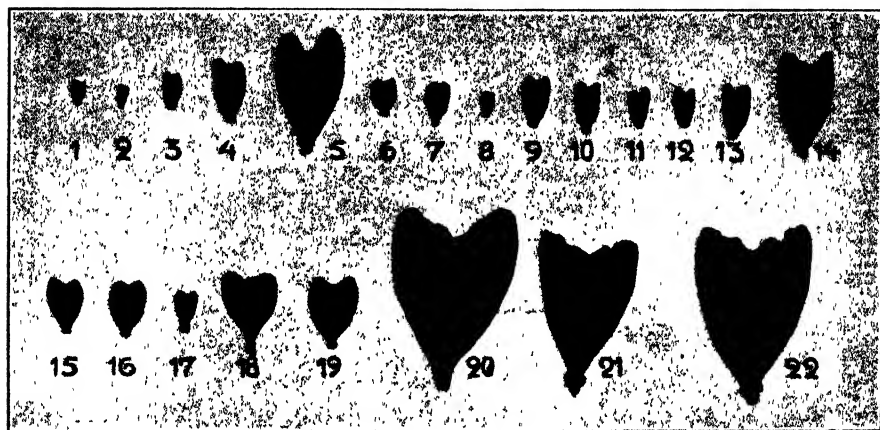


Fig. 11. Petals of the parents and  $F_1$ . 1) *M. oxyloba*, 2) *M. parviflora*, 3) *M. pusilla*, 4) *M. neglecta*, 5) *M. silvestris*, 6) *M. crispa*, 7) *M. pulchella*, 8) *M. parviflora*  $\times$  *oxyloba*, 9) *M. neglecta*  $\times$  *oxyloba*, 10) *M. neglecta*  $\times$  *parviflora*, 11) *M. oxyloba*  $\times$  *pusilla*, 12) *M. parviflora*  $\times$  *pusilla*, 13) *M. neglecta*  $\times$  *pusilla*, 14) *M. neglecta*  $\times$  *silvestris*, 15) *M. crispa*  $\times$  *neglecta*, 16) *M. neglecta*  $\times$  *pulchella*, 17) *M. pulchella*  $\times$  *pusilla*, 18) *M. crispa*  $\times$  *silvestris*, 19) *M. pulchella*  $\times$  *silvestris*, 20) *M. moschata*, 21) *M. Alcea*  $\times$  *moschata*, 22) *M. Alcea*  $\times$  *moschata*.

eight days. The Öland-type was intermediate. Five lines of *M. neglecta* were in culture. One originated from a herbarium plant collected on the Swedish island Gotland, one came from Günterstal in the neighbourhood of Freiburg in Breisgau (southern Germany), two from Fiume and one from Trieste in Italy. The Swedish line was the latest, those from Italy the earliest, and the German was intermediate. Also as regards morphological characters differences were seen. Probably these variations represent ecotypes. I hope to be able to give more extensive accounts of the ecotypes of these species when I have obtained material from more localities.

The rareness of the hybrids between these species is another problem of interest. As mentioned above both species are growing side by side in large territories, and therefore, crossings ought to be rather common. This, however, is not the case, probably on account of the fact that the anthers of *M. pusilla* open already in the bud, and pollination has already taken place when the flowers burst into blossom. Selfing is probably also the rule in *M. neglecta* as the anthers open at the same time as the flowers. However, as the fertility of the hybrid is not too poor the rare cases of cross-pollination occurring ought to result in hybrid descendants, surviving many years. This is not the case, however. An elimination of intermediate types due to natural selection probably takes place. The possible existence of linkage between flower size and «raised margin» perhaps also explains the rareness of intermediate types in nature. An examination of the  $F_3$ -generation gives at hand that all lines with small flowers (3 in number) had a distinctly raised margin of the same size as in *M. pusilla*. All lines with the same size of flowers as in *M. neglecta* had the margin plain or very indistinctly raised. This fact may indicate linkage, but the number of plants in  $F_2$ , and the number of lines in  $F_3$ , were too small to allow safe conclusions as to this point. An attempt to arrange the variation in a table of correlation did not give any results, as the arranging of the character «raised margin» in different classes could not be made with any degree of certainty. Such a linkage would result in rareness of those intermediate types, which the systematist has chances to identify as hybrids. Linkage of this kind combined with elimination of intermediate types probably account for the rare occurrence of the hybrid in nature.

#### 4. MALVA NEGLECTA $\times$ OXYLOBA.

*M. neglecta*  $\times$  *oxyloba*. Stem almost erect, even when fully developed (Fig. 18, pag. 287), with scattered stellate and simple hairs. Leaves serrate (Fig. 26, 1, pag. 305). First flower developed already in the rosette-stage. Epicalyx of bracts of intermediate shape. Sepals intermediate (Fig. 10, 9, pag. 270). Petals light red, about 10 mm. long (Fig. 11, 9, pag. 272), 2 times the length of the calyx. Fruit-stalks very short when collected in the upper part of the stem, longer in the basal parts and bent downwards (Fig. 24, pag. 300). Sterile centre 31,3 % of the diameter of the fruit. Carpels about 12, with raised margin (Fig. 14, 4, pag. 280), rugose. Pollen fertility 96 %, fertility of the ovules 94 %. Early-flowering, annual.

As is generally the case in *Malva* most characters of the hybrid are either intermediate, or one of the parents shows prevalence. The main characteristic distinguishing the hybrid is the serration of the leaves; this is of the same nature as in the hybrid *M. oxyloba*  $\times$  *parviflora*. A further character of the hybrid is the size of the flowers, which approaches that of *M. neglecta*. The fruit-stalks are also useful in the distinguishing of the hybrid. In the upper part of the stem and in the tips of the branches they are very short, and the fruits are almost sessile as in *M. oxyloba*. In the basal parts they are rather



Fig. 12. Chimæra in *M. oxyloba*. a) branch of *oxyloba*-type, b) heterozygote-type, c) *parviflora*-type.

long, although decidedly shorter than in *M. neglecta*, and bent downwards. The raised margin of the carpels is somewhat more pronounced than in *M. pusilla*, and the same is the case with the rugosity.

A striking characteristic of the hybrid is the high fertility. In the parent lines the fertility of the ovules is about 95 % and in the hybrid 94 %; the pollen values are about of the same order. This fact is somewhat surprising, especially when the hybrid is compared with *M. neglecta*  $\times$  *pusilla*. *M. neglecta* and *M. oxyloba* are morphologically very well-defined types and much more different from each other than *M. neglecta* and *M. pusilla*, which LINNÆUS did not characterize as separate species.

a. THE  $F_2$ - AND  $F_3$ -GENERATIONS.

Most of the characteristics investigated showed continuous variation in  $F_2$ . Only the shape of the margin of the carpels and the serration of the leaves formed exceptions. The latter characteristic showed a similar genetical behaviour to that in the cross *M. oxyloba*  $\times$  *parviflora*; i. e. a monohybrid segregation in serrate and crenate types. Any reliable distinguishing of the homozygotes from the heterozygous  $F_2$ -segregates also failed in this cross.

TABLE 16. *The segregation of the serration of the leaves in  $F_2$  of the cross *M. neglecta*  $\times$  *oxyloba*, 1923.*

Field no.	100	101	102	103	104	114	115	Total	Ratio pro 4	$m_k$	$D/m_k$
Serrate .....	25	133	22	64	19	60	18	341	2,95	0,081	0,60
Crenate .....	9	47	10	20	13	15	7	121	1,05		

In tables 16 and 17 the segregation in  $F_2$  and  $F_3$  is demonstrated. The correspondence between the theoretical and the observed values evidently is good. All crenate plants, in all 29  $F_3$ -lines, representing 1016 plants, bred true. 25  $F_3$ -lines, representing 631 plants, were constantly serrate, and 45 lines showed segregation in 1047 serrate plants and 289 crenate. The observed ratio pro 4 becomes 3,13 : 0,87, with  $m_{(k)} = 0,047$  and  $D/m_{(k)} = 2,84$ ; the number of crenate plants thus being somewhat too small. The ratio of constant and segregating  $F_3$ -lines originating from serrate  $F_2$ -plants is 25 : 45, or 1,07 : 1,93 pro 3, with  $m_{(k)} = 0,169$  and  $D/m_{(k)} = 0,420$ . The number of plants in at least 5  $F_3$ -lines was too small for a positive proof of the constancy of the serration. However, even if these  $F_3$ -lines are excluded the value of D becomes smaller than its standard error.

Transgressions were not observed, with the exception of a serrulate type similar to the one detailed in the cross *M. oxyloba*  $\times$  *parviflora* (the occurrence of a supposed mutation in  $F_3$  (pag. 294) is excluded). The segregation of the leaf-type is thus due to the segregation of the »*oxyloba*-factor», O.

As regards the size of the flower continuous variation was found in  $F_2$ . Judging from table 18 the limits of the parents should have been attained in the main. This, however, is certainly not so. When the variation was studied in the experimental field no plants were found with flowers nearly so small as in *M. oxyloba*.



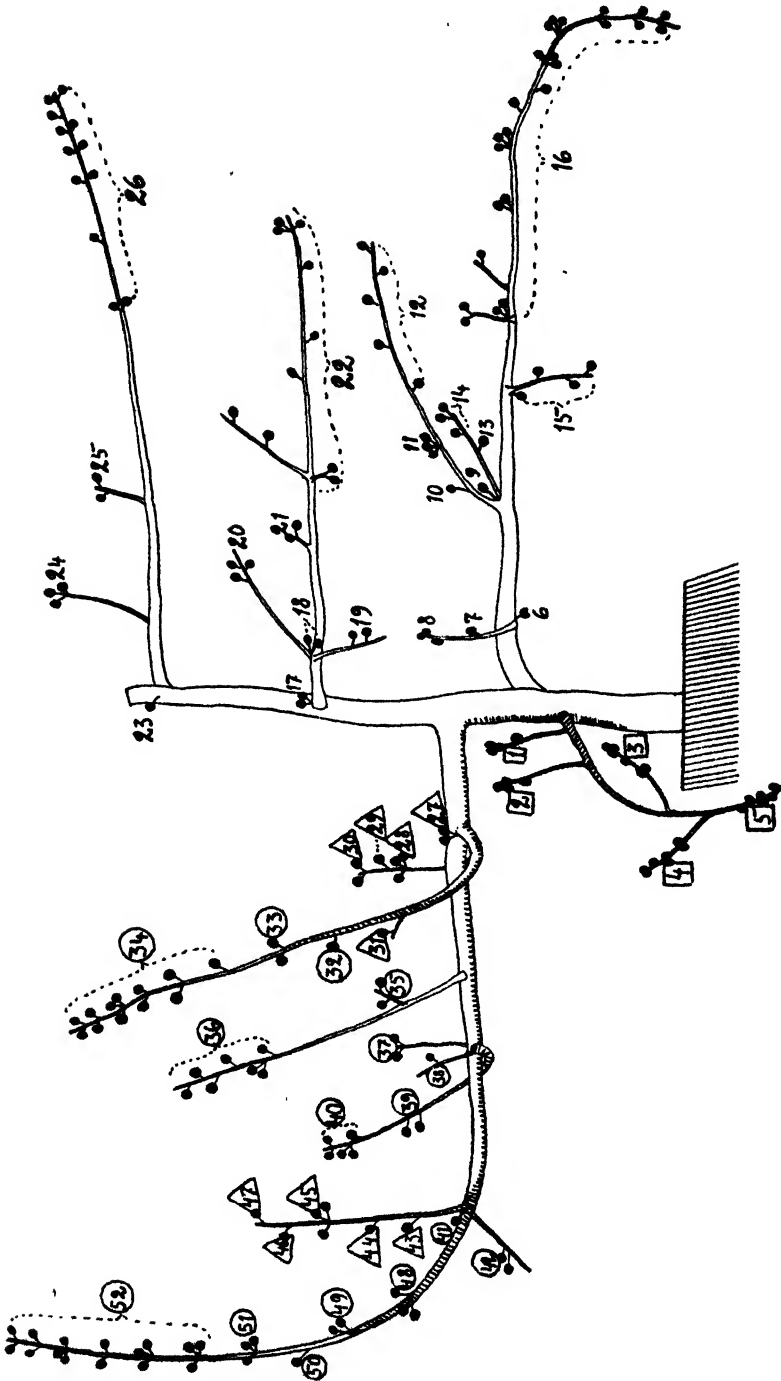


Fig. 13. Schematic drawing of the chimera in *M. oxyloba*. Figures without circumscription indicate bracts of *oxyloba*-type, those with a circle (32) of heterozygote-type, those with a triangle (30) of heterozygote- or *parviflora*-type, and those with a quadrate (2) of *parviflora*-type. The hatched part of the stem indicates that a change has taken place in the sex-cell producing cell-layers.

TABLE 17. *The segregation of the serration of the leaves in F<sub>3</sub> of the cross M. neglecta × oxyloba, 1924.*

No.	Serrate	Crenate	No.	Serrate	Crenate	No.	Serrate	Crenate	No.	Serrate	Crenate
188	5	—	185	27	3	232	3	1	207	—	7
197	7	—	187	6	1	236	48	15	209	—	24
200	25	—	191	26	8	242	22	9	212	—	34
204	8	—	192	2	2	246	18	5	213	—	29
211	23	—	193	9	4	249	48	11	217	—	39
216	30	—	194	25	8	251	25	7	219	—	44
218	45	—	195	31	8	252	31	8	238	—	29
223	54	—	196	20	11	253	16	4	235	—	44
225	13	—	198	10	5	258	26	11	237	—	68
230	4	—	199	11	3	259	20	11	240	—	14
233	15	—	202	18	5	264	16	3	241	—	24
234	13	—	205	14	3	267	23	6	247	—	46
238	44	—	206	19	6	268	10	3	248	—	40
239	19	—	208	16	6	269	9	5	254	—	56
243	7	—	210	10	3	270	43	8	261	—	64
245	11	—	214	46	7	275	14	5	262	—	35
250	59	—	215	59	19	278	17	2	265	—	47
255	32	—	220	47	9	279	35	15	272	—	18
256	40	—	221	20	3	280	11	3	274	—	56
257	33	—	222	13	1	284	39	5	276	—	44
260	12	—	224	16	3	186	—	10	277	—	68
263	15	—	226	5	3	189	—	5	282	—	15
266	38	—	227	39	6	190	—	11	283	—	53
271	61	—	229	33	12	201	—	33	285	—	43
281	18	—	231	51	13	203	—	16	—	—	—

TABLE 18. *The variation of the length of the petals in F<sub>2</sub> of the cross M. neglecta × oxyloba, 1923.*

Size of petals	3	4	5	6	7	8	9	10	11	Mean	Standard deviation	Coefficient of variation
<i>Neglecta</i> .....	—	—	—	—	—	—	3	24	50	25	10,5	7,4
<i>F<sub>1</sub></i> .....	—	—	—	—	4	5	7	—	—	—	7,7	10,5
<i>Oxyloba</i> .....	42	12	—	—	—	—	—	—	—	—	2,7	15,3
<i>F<sub>2</sub></i> .....	—	4	21	57	98	93	71	32	19	—	7,2	21,6

The cause of the differing result of the measurements lies in the segregation as to earliness. As is pointed out in the diagnosis, *M. oxyloba* is very early, *M. neglecta* is intermediate in this respect, and in  $F_2$  a segregation of this character takes place. The size of the flowers becomes modified to a very high degree by seasonal influences and in such a manner that the flowers become smaller the longer time flowering has lasted. It is thus evident that the early flowering plants have received too small an average value in comparison with the late flowering ones, as the alcohol preparations of the petals were made at the end of the vegetation period. Moreover, the large flowers become much more influenced than the small ones, which probably still more displaces the values towards the mean of *M. oxyloba*. This disturbing effect of the modifications would be avoided by making the measurements during a definite period after the development of the first flower. Unfortunately, this method is practically impossible.

TABLE 19. *The means of the flower size in  $F_2$  of the cross  $M. neglecta \times oxyloba$ , 1924.*

No.	Numb. plant	Mean	Stand. deviat.	Coeff. variat.	No.	Numb. plant	Mean	Stand. deviat.	Coeff. variat.	No.	Numb. plant	Mean	Stand. deviat.	Coeff. variat.
<i>Negl.</i>	76	13,7	0,97	7,1	215	75	9,4	1,36	13,5	253	20	10,2	1,01	9,9
$F_1$	14	9,9	0,84	8,4	216	28	10,4	1,08	10,4	254	56	8,9	1,31	14,7
<i>Oxyl.</i>	83	5,8	0,78	13,5	217	37	10,9	1,42	13,0	255	26	10,5	1,02	9,7
185	30	11,3	1,12	9,81	219	42	8,5	1,33	15,6	256	38	7,8	1,28	16,2
191	33	7,4	1,49	20,2	220	55	11,2	1,35	12,1	258	24	10,0	1,32	13,2
194	34	11,5	1,38	12,1	223	44	10,8	1,39	12,9	265	47	11,7	1,16	9,9
195	38	11,7	1,48	12,6	228	28	10,1	1,67	13,8	267	22	10,1	1,06	10,5
196	30	10,5	1,60	15,3	229	42	10,4	1,08	10,2	270	20	11,0	1,21	10,1
200	24	10,4	1,29	12,5	231	51	9,9	1,31	13,2	274	56	10,8	1,25	11,6
201	32	8,6	0,33	9,7	235	41	9,2	0,95	10,4	276	44	13,8	1,16	8,4
206	25	8,4	1,36	16,2	236	59	8,7	1,57	18,0	277	62	10,0	1,05	10,5
208	21	8,8	0,98	11,1	237	67	9,5	1,27	13,3	279	48	11,5	1,10	9,6
209	20	11,3	1,07	9,5	238	38	7,8	0,99	12,8	283	28	10,1	1,08	10,4
211	23	9,6	1,16	12,0	246	23	8,4	1,10	13,2	284	42	9,3	1,17	12,6
212	33	11,1	1,11	10,1	247	49	8,7	1,23	14,1	285	46	12,3	1,21	9,9
213	29	8,5	1,46	17,1	249	57	11,1	1,38	12,4	—	—	—	—	—
214	45	10,5	1,30	12,4	250	34	7,7	0,87	11,3	—	—	—	—	—

A more reliable picture of the segregation is given by the means of the  $F_3$ -lines, demonstrated in table 19, as these measurements were made at a relatively early stage. These values are perhaps not quite comparable with those of table 18, as they refer to the largest flower of the plant and not to the length of the petals only. Only one line of the 46 investigated lines has attained the average of *M. neglecta*. Lines having the same value as that of *M. oxyloba* are absent. An examination of the values of the coefficient of variation seems to indicate an increasing homozygosity on the part of the larger types. The segregation evidently involves several factors; any guess at their number must be considered futile. In order to make the variation in  $F_3$  more easy to survey the means are arranged in a series in table 20.

TABLE 20. *The means of the flower size in  $F_3$  of the cross  $M. neglecta \times oxyloba$ , 1924.*

Size of flowers	8	9	10	11	12	13	Total of number $F_3$ -lines
Number of $F_3$ - lines .....	4	9	7	14	10	1	46

Another valuable characteristic for the distinguishing of the hybrid is the length of the fruit-stalks. In *M. oxyloba* they are very short, in *M. neglecta* long and bent downwards; in the hybrid they are short in the upper part of the stem, while rather long at base and bent downwards.

TABLE 21. *The variation of the length of the fruit-stalks in  $F_2$  of the cross  $M. neglecta \times oxyloba$ , 1923.*

Length in mm.	5 10 15 20 25 30 35 40									Mean	Standard deviation	Coefficient of variation
<i>M. neglecta</i>	—	—	—	2	21	57	17	1	1	27,4	3,86	14,1
<i>F</i> <sub>1</sub>	—	2	10	3	1	—	—	—	—	13,4	1,60	11,9
<i>M. oxyloba</i>	55	1	—	—	—	—	—	—	—	3,9	0,66	12,3
<i>F</i> <sub>2</sub>	11	49	143	114	56	18	1	—	—	15,3	5,77	37,7

The segregation of this characteristic is set forth in tables 21 and 22. The values refer to the means of the length of the fruit-stalks on the 5 lowest internodes of each plant.  $F_1$  was about intermediate, and

the segregation in  $F_2$  wholly attains the values of the parents without any transgressions. Transgressions also failed to appear in  $F_2$  as may be seen from the means of the  $F_2$ -lines (table 22), as well as from the values of the separate  $F_2$ -plants. It is thus to be concluded that the factorial differences between the parents are rather insignificant with regard to this character.

TABLE 22. *The means of the length of the fruit-stalks in  $F_2$  of the cross  $M. neglecta \times oxyloba$ , 1924.*

Length of fruit-stalks	15	20	25	30	Number of $F_2$ -lines
Number of $F_2$ -lines ...	8	25	11	11	1
					46

The direction of the fruit-stalks showed distinct segregation in  $F_2$ . Erect types were obtained, as well as intermediate types and types bent downwards. The length of the fruit-stalks seemed to segregate independently of their direction; plants were found with erect and long

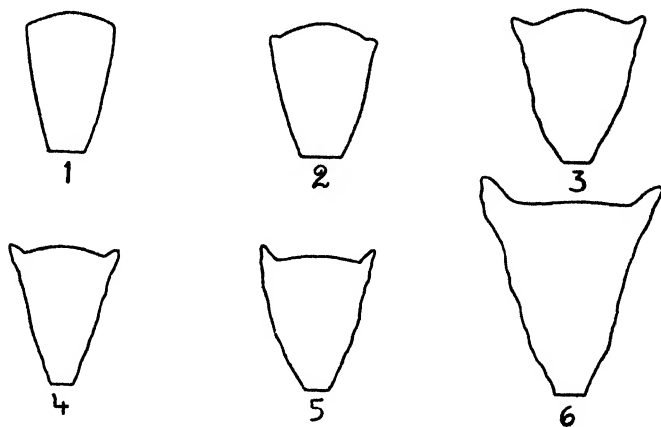
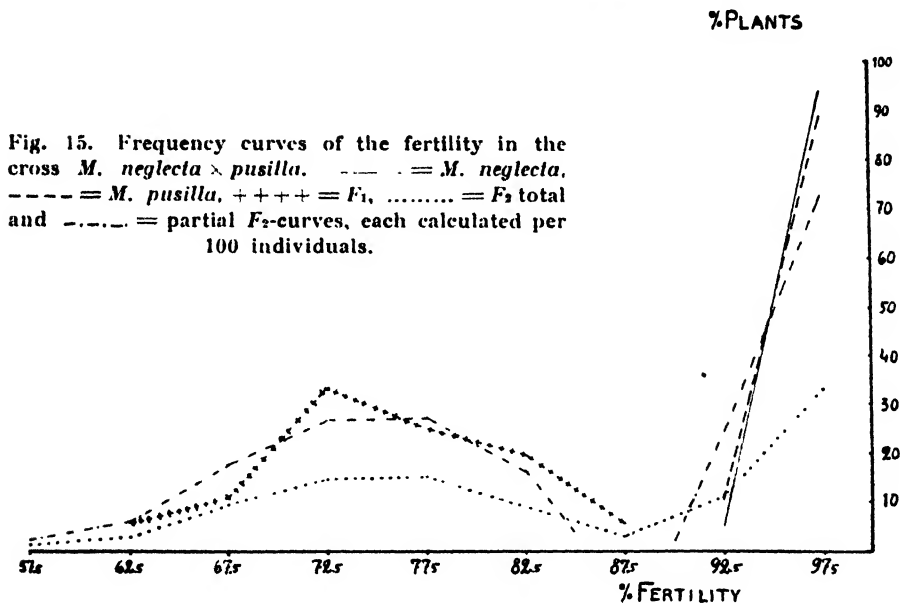


Fig. 14. Schematical drawings of carpels in *Malva*. 1) *M. neglecta*, 2) *M. neglecta*  $\times$  *pusilla*, 3) *M. pusilla*, 4) *M. neglecta*  $\times$  *oxyloba*, 5) *M. oxyloba*  $\times$  *pusilla*, 6) *M. oxyloba* or *M. parviflora*.

fruit-stalks, as well as plants with rather short and downward directed fruit-stalks. The behaviour of this characteristic in  $F_2$  was the same.

The margin of the carpels is rounded in *M. neglecta* (Fig. 14, 1), but decidedly raised in *M. oxyloba* (Fig. 14, 6). In the hybrid it is raised, although not to the same extent as in this latter species

(Fig. 14, 4, pag. 280). It resembled in this respect *M. pusilla*, but the swelling was somewhat more pronounced in the hybrid. In  $F_2$  segregation in raised and rounded types occurs. The latter group showed in this cross a rather great variation with regard to the degree of the swelling, greater than was the case in the cross *M. neglecta*  $\times$  *pusilla*. Every transition from types similar to that of *M. oxyloba* to those with a very slight swelling resembling that of the monohybrid type, detailed in the cross *M. neglecta*  $\times$  *pusilla*, was found in  $F_2$ . A classification of the different shadings of this character has



been omitted on account of its uncertainty; only types with the same degree of swelling as in *M. oxyloba* have been listed. The rounded and the raised types have been distinguished with the same degree of exactness as was the case in the cross *M. neglecta*  $\times$  *pusilla*, i. e. plants have sometimes been listed as rounded, although the margin might have been slightly raised. Consequently, the ratios show an excess of the rounded type.

The segregation in  $F_2$  of this characteristic is shown in table 23. It is dihybrid with regard to the characters »rounded» and »raised», provided that the segregation within the raised type is left out of question. The correspondence between the theoretical and the observed values is rather good;  $D/m_{(K)}$  being 1,33. The number of rounded

plants is also here somewhat too great. The number of plants with a swelling of the same size as that of *M. oxyloba*, taking the whole  $F_2$ -generation, is only 8.

TABLE 23. *The segregation of the margin character of the carpels in  $F_2$  of the cross *M. neglecta*  $\times$  *pusilla*, 1923.*

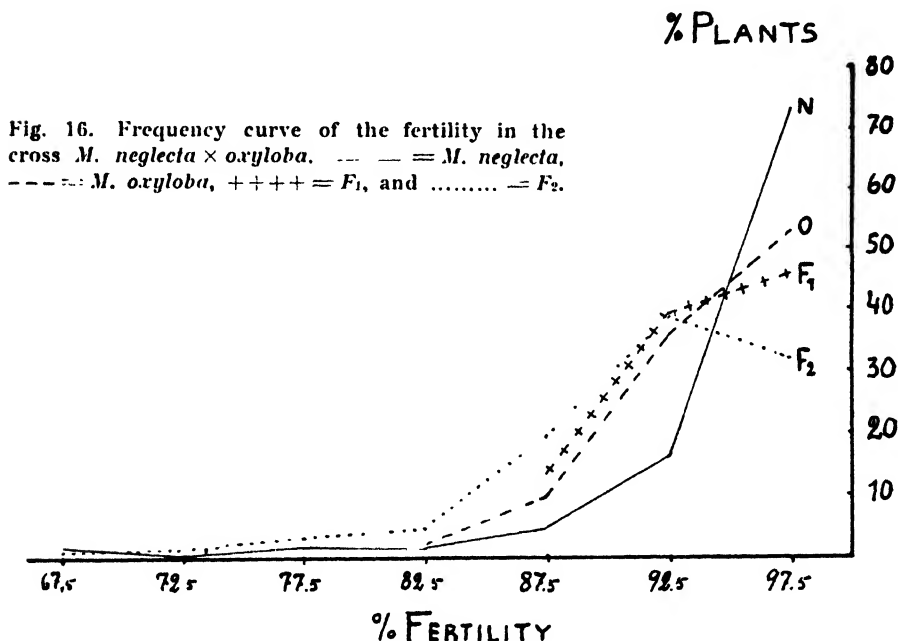
Field no.	100	101	102	103	104	114	115	Total	Ratio pro 4	m(k)	D/m(k)
Raised.....	25	164	25	70	24	37	23	388	14,75	0,188	1,33
Rounded...	2	14	4	4	3	6	...	33	1,25		

TABLE 24. *The segregation of the margin character of the carpels in  $F_3$  of the cross *M. neglecta*  $\times$  *oxyloba*, 1924.*

No.	Raised	Rounded	Ratio	No.	Raised	Rounded	Ratio	No.	Raised	Rounded	Ratio
190	11	—	—	246	23	—	—	216	26	3	8,7 : 1
200	24	—	—	254	45	—	—	212	34	4	8,5 : 1
203	14	—	—	219	42	1	42 : 1	224	14	2	7 : 1
205	16	—	—	196	28	1	28 : 1	236	36	9	4 : 1
206	22	—	—	281	20	1	20 : 1	228	21	6	3,5 : 1
208	22	—	—	253	37	2	18 : 1	201	24	7	3,4 : 1
209	15	—	—	236	17	1	17 : 1	221	10	3	3,3 : 1
213	29	—	—	223	45	4	11,3 : 1	192	3	1	3 : 1
214	52	—	—	247	11	1	11 : 1	242	9	3	3 : 1
217	38	—	—	248	11	1	11 : 1	252	9	4	2,5 : 1
220	49	—	—	250	10	1	10 : 1	255	18	9	2 : 1
229	41	—	—	261	17	2	8,5 : 1	191	19	10	1,9 : 1
231	49	—	—	195	28	4	7 : 1	239	12	7	1,7 : 1
234	12	—	—	245	14	2	7 : 1	227	6	7	9,8 : 1
237	65	—	—	198	13	2	6,5 : 1	215	—	65	—
238	42	—	—	199	12	2	6 : 1	240	—	14	—

The segregation in  $F_3$  is shown in table 24. 48 lines are included in this table; a few lines with too small a number of individuals are excluded. 18 lines were constantly 'raised' in different shadings. 14 lines showed dihybrid segregation (second part of table 24), and 14 lines showed monohybrid segregation (third part of table 24); 2 lines

were constantly rounded. The theoretical values are, 7 constantly raised, 4 dihybrids, 4 monohybrids, and 1 constantly rounded. The observed values pro 16 are 6 : 4,67 : 4,67 : 0,67, with  $D/m_{(K)} = 0,88$ , 0,67, 0,67, and 0,59, respectively. The ratio of raised and rounded types in the dihybrids is 305 : 25. The observed ratio pro 16 becomes 14,79 : 1,21, with  $m_{(K)} = 0,223$  and  $D/m_{(K)} = 0,94$ . In the monohybrids the observed ratio is 241 : 75, or 3,05 : 0,95 pro 4, with  $m_{(K)} = 0,113$  and  $D/m_{(K)} = 0,41$ ; thus in both cases a good correspondence is found between the observed and the theoretical values. The behaviour of the  $F_3$ -generation evi-



dently confirms the supposition that the segregation is due to two factors, or, at least, it does not contradict such a presumption. The number of plants in several lines, however, is somewhat too small.

It should be pointed out that the number of plants in some lines listed as constantly »raised», is too small for a safe conclusion on this point; they should certainly be regarded as masked dihybrid segregating lines, and the absence of the recessives, in all likelihood, depends on the small number of individuals. They have been listed among the constant lines on account of the fact that the margin did not show the variation typical of the lines segregating in »raised» and »rounded». The cause of the listing of several lines as dihybrids and other as



monohybrids depends on the shape of the raised margin in these lines, as will be pointed out below (pag. 308).

Any reliable information as to the factors giving rise to the raised margin of the *oxyloba*-type has not been obtained in this cross. Some constant  $F_1$ -lines showed this characteristic in the same degree as in *M. pusilla*, other resembled the  $F_1$ -generation of the cross *M. neglecta*  $\times$  *pusilla*, and still other showed segregation in different shadings up to that of *M. oxyloba*. No constant line was found having all individuals furnished with so pronouncedly raised margin as in this species. The occurrence of constant lines with a margin of the same type as that of *M. pusilla* (di-factorial) and that of  $F_1$  of the cross *M. neglecta*  $\times$  *pusilla* (mono-factorial), as well as the occurrence of types still more raised, indicate that more than two factors are involved in the construction of the raised margin of the *oxyloba*-type. As the characteristics »raised» and »rounded» show dihybrid segregation it is evident that this or these factors are able to exercise an effect only when one or both of the factors are present. A more detailed account will be given in the record of the cross *M. oxyloba*  $\times$  *pusilla* (pag. 308).

TABLE 25. *The ovular fertility in  $F_2$  of the cross *M. neglecta*  $\times$  *oxyloba*, 1923.*

Fertility %	70	75	80	85	90	95	Mean	Standard deviation	Coefficient of variation
<i>M. neglecta</i>	1	—	1	1	3	9	45	95,1	5,30
$F_1$	—	—	—	—	2	6	7	94,2	3,50
<i>M. oxyloba</i>	—	—	—	1	5	18	28	94,5	3,70
$F_2$	2	5	12	22	88	176	146	90,3	5,12

When two species, morphologically so well-distinguished as *M. neglecta* and *M. oxyloba*, are crossed, the hybrid, a priori, would be expected to show a rather high degree of sterility. As pointed out in the diagnosis of the hybrid this was not the case. On the contrary, the hybrid was almost quite as fertile as the parent species. A glance at table 25 shows at once that the difference seen in the fertility of the ovules statistically is very doubtful; it is less than its standard error. The difference, for instance, between *M. neglecta* and  $F_1$  is 0,9 %, with a standard error  $m_{(D)} = 1,13$ , and  $D/m_{(D)} = 0,80$ .

The variation in  $F_2$  is seen in table 25, and fig. 16 (pag. 283), gives a graphical figure of this variation. The figure and the table seem

to indicate segregation as regards fertility, and an examination of the statistical characteristics shows this to be true. The relative variation, expressed by the values of the coefficients of variation, is no doubt the same in *M. neglecta* and  $F_2$ , but the mean of *M. neglecta* is considerably higher than that of  $F_2$ . The difference is  $4.28\% \pm 0.725$ , with  $D/m_{(n)} = 6.6$ , and, therefore, the difference must statistically be considered significant. There is another fact, however, which strongly favours the idea of a fertility segregation, viz. the distribution of the variants in the different classes of fertility. In the parent lines the greatest number of individuals is found in the class 95—100, and then the frequency declines rapidly. This is not the case in  $F_2$ . Most

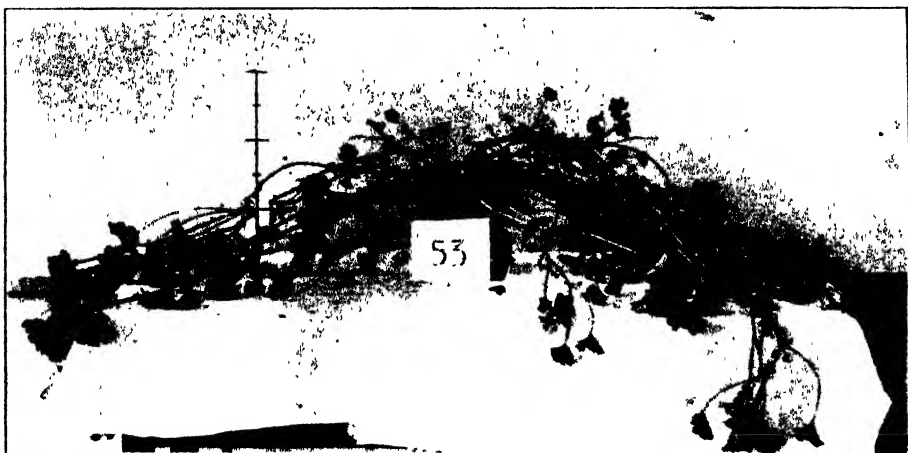


Fig. 17. *M. neglecta*  $\times$  *pusilla*,  $F_1$ .

individuals are collected in class 90—95, and an important incline is found in class 95—100. Even if the differences of the means had been statistically doubtful this fact alone would have indicated segregation.

In 1924 some  $F_3$ -lines were examined with regard to the fertility, and the result is tabulated in table 26. As the number of plants in most of the  $F_3$ -lines was rather small only the means are calculated. Those of the parent-lines are somewhat higher this year than in 1923, but the variation is of about the same nature. The mean of  $F_3$  are either of about the same value as that of the parents or they resemble  $F_2$ . In one line (No. 221) the mean is only 78.4 %, but this value must be considered very uncertain, as the number of plants is only 7. The variation is also of about the same type as in the parent lines or as in  $F_2$ . Line 237, for instance, has its maximum frequency in class

95—100, and then it declines rapidly, as was also the case in the parents. In line 215 the maximum lies within class 90—95; there is an important reduction in the number of plants in class 95—100. Thus this line resembles  $F_2$  as regards the variation. The other lines seem to correspond to either type, although the frequency often is too small to allow safe conclusions to be drawn as to the type of segregation.

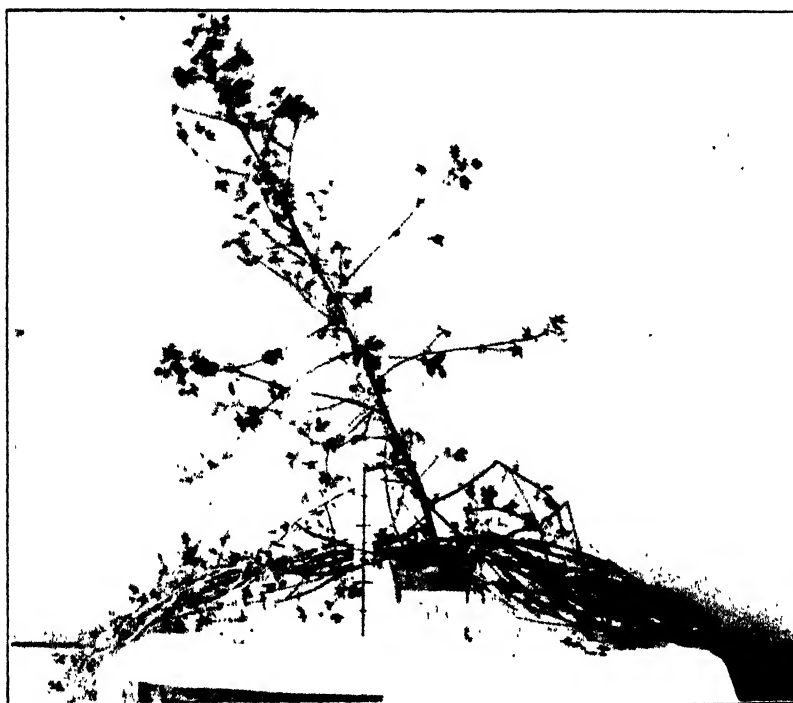
TABLE 26. *The ovular fertility in  $F_3$  of the cross  $M. neglecta \times oxyloba$ , 1924.*

% Fertility	65	70	75	80	85	90	95	Mean	
<i>M. neglecta</i> .....	—	—	—	—	—	—	5	56	97,2
<i>M. oxyloba</i> .....	—	—	—	1	—	1	11	73	96,5
187	—	—	—	—	—	—	1	6	96,3
188	—	—	—	—	—	1	2	2	93,5
189	—	—	—	—	—	—	2	3	95,5
190	—	—	—	1	3	5	5	2	90,7
191	—	—	—	—	5	7	12	5	90,4
192	—	—	—	1	—	1	2	—	87,5
198	—	—	—	1	5	3	10	7	90,8
208	—	—	—	—	—	4	7	7	93,3
209	—	—	—	1	2	1	1	2	88,2
215	—	—	1	6	7	9	19	8	88,8
220	—	—	1	—	3	3	1	5	89,4
221	1	1	—	2	1	1	—	2	78,4
222	—	—	—	—	—	—	1	4	96,5
231	—	—	1	2	1	8	14	6	90,3
236	—	—	—	—	4	3	4	5	90,6
237	—	—	—	—	2	1	15	48	95,8
239	—	—	1	—	2	4	7	4	90,3
240	—	—	—	—	1	—	3	6	94,5
241	—	—	—	—	4	4	7	3	90,0
242	—	—	—	2	1	2	8	6	91,4
Total number of $F_3$ -lines (Means)	—	—	—	1	—	4	11	4	—

The genetical basis of this segregation remains quite unsettled by these experiments. It may be caused by a co-operation of factors in the same manner as was supposed in the cross *M. neglecta*

TABLE 27. *The number of carpels in F<sub>2</sub> of the cross M. neglecta × oxyloba, 1923.*

Number of carpels	10	11	12	13	14	Mean	Standard deviation	Coefficient of variation
<i>M. neglecta</i> .....	—	—	3	40	10	—	12,6	0,48
<i>F<sub>1</sub></i> .....	—	—	4	11	1	—	12,3	0,53
<i>M. oxyloba</i> .....	2	38	12	—	—	—	10,7	0,48
<i>F<sub>2</sub></i> .....	—	64	172	153	56	6	12,0	0,93

Fig. 18. *M. neglecta × oxyloba, F<sub>1</sub>.*

× *pusilla*, or perhaps it is due to irregularities in the chromosome distribution.

A distinct difference was found in the number of carpels in these species. In *M. neglecta* it amounted to about 12. In *M. oxyloba* 10 was the most common number, with a mean = 10,7. *F<sub>1</sub>* resembled more *M. neglecta* as regards the number of carpels; the mean was 12,3.

The variation in  $F_2$  was continuous, and it approached the values of the parents without reliable transgressions (see table 27).

TABLE 28. *The means of the number of carpels in the  $F_2$ -lines of the cross  $M. neglecta \times oxyloba$ , 1924.*

Means of number of carpels	10	11	12	13	14	Total number of $F_2$ -lines	
Number of $F_2$ -lines.....	1	4	12	14	5	1	40

A summary of the variation in  $F_2$  is given in table 28, where the means of the  $F_2$ -lines are arranged in a series. Reliable transgressions also failed to appear in  $F_2$ . The value of the standard deviation and the coefficient of variation (not here detailed) varied between those of the parents and those of the  $F_2$ . Lines with extreme values of the means had about the same value of the coefficient of variation as those of the parents; those with intermediate means either resembled the parents, or they had a higher coefficient of variation. These facts may indicate a variation based upon more than one factor. However, the number of factors cannot be very great. The segregation of this character resembled for the rest the one found in  $M. neglecta \times pusilla$ , and it may be caused by the same factors, a presumption verified by the behaviour of the cross  $M. oxyloba \times pusilla$  (pag. 310).

TABLE 29. *The variation of the sterile centre in  $F_2$  of the cross  $M. neglecta \times oxyloba$ , 1923.*

Sterile centre in % of the diam.	24	26	28	30	32	34	36	38	40	42	44	Mean	Stand. deviat.	Coeff. variat.
<i>M. neglecta</i> ...	—	—	—	—	1	6	15	19	8	1	—	36.2	2.04	5.6
$F_1$	—	—	1	2	8	5	—	—	—	—	—	31.1	1.65	5.3
<i>M. oxyloba</i> ...	—	—	—	6	27	14	—	—	—	—	—	31.3	1.28	4.0
$F_2$	1	14	39	85	113	106	43	25	5	2	1	31.1	3.04	9.7

The difference in the size of the sterile centre in *M. neglecta* and *M. oxyloba* is about the same as that found between *M. neglecta* and *M. pusilla*. The value of  $F_1$  (see table 29) resembles more that of the smaller parent than was the case in this latter cross; the number of plants, however, is too small to be statistically reliable. The variation in  $F_2$  is continuous with distinct transgressions, a fact confirmed by the

TABLE 30. *The means of the sterile centre in % of the diameter of the fruit in  $F_3$  of the cross  $M. neglecta \times oxyloba$ , 1924.*

Sterile centre	24	26	28	30	32	34	36	38	Total number of $F_3$ -lines
Number of $F_3$ -lines	1	7	10	10	6	4	—	2	40

segregation in  $F_3$  shown in table 30, where the means of the  $F_3$ -lines are arranged in a series. The segregation is evidently due to several factors. A comparison with the results of the cross  $M. neglecta \times pusilla$



Fig. 19.  $M. neglecta \times parviflora$ ,  $F_1$ .

shows that the segregation in all likelihood is due to the same factors. This opinion is considerably strengthened when the results of the cross  $M. oxyloba \times pusilla$  (pag. 310) are taken into consideration.

A considerable difference in earliness has been found between  $M. neglecta$  and  $M. oxyloba$ ; the latter species is much earlier than the former. In order to obtain a numerical value of this characteristic several methods have been used. A method often practised in plant-breeding relies upon the date of the ripening of the fruits; this cannot

be used in *Malva* as the fruits ripen continuously during the vegetation-period. Another popular method aims at the determination of the time of the development of the first flower. This might be practised in *Malva*, but the flowers are often rather small and hard to detect. Following this method it would be necessary to examine the field during an extended period, and the investigation would therefore become rather tedious. There is another and more serious disadvantage. The values of earliness thus obtained would point in a wrong direction to a certain degree. The fact is that *M. neglecta* and *M. oxyloba* begin to flower at different stages of development. In *M. neglecta* the first flower develops already in the rosette stage of the plant. In *M. oxyloba* the first flower does not develop until the stem has grown rather tall. Nevertheless, the flowers come much earlier in *M. oxyloba* than in the former species. Thus a determination of the time of the development of the first flower would be no measure of the gross development of the plant. I therefore used the method described in the cross *M. oxyloba*  $\times$  *parviflora* (pag. 248), viz. the measurement of the height of the plant at a fixed date, in this case just when shooting in *M. neglecta* had started. It is clear that the values of the earliness thus obtained become more reliable as values expressing the earliness of the development of the whole plant.

TABLE 31. *The length of the stem in  $F_2$  of the cross *M. neglecta*  $\times$  *oxyloba*, 7. 12, 1923.*

Length in cm.	5	10	15	20	25	30	35	40	45	50	55	Mean	Standard deviation	Coefficient variation
<i>Neglecta</i>	3	71	31	6	—	—	—	—	—	—	—	9,3	3,133	33,7
$F_1$	—	—	—	—	1	2	6	3	4	—	—	34,7	5,855	16,9
<i>Oxyloba</i>	—	—	—	—	2	1	8	14	19	5	4	40,5	7,299	17,8
$F_2$	1	20	42	69	95	79	54	46	36	18	5	26,3	10,406	39,5

The variation in the parent lines in  $F_1$  and in  $F_2$  is presented in table 31. The difference between the parents is great; it amounts to 31 cm.  $F_1$  is almost as early as *M. oxyloba*, but, as is generally the case in *Malva*, the dominance is not complete; the difference, 6 cm., is statistically significant. The variation in  $F_2$  is continuous, and no transgressions have been found.

In tables 32 and 33 a summary of the variation in  $F_2$  is given. As it had become necessary to sow this generation in two different places

in the field measurements were made only on a part of  $F_3$ ; only plots of *M. oxyloba* were available for comparison. The measurements, therefore, were made when most of the  $F_3$ -plants and one plot of *M. pusilla*, sown at the same time as  $F_3$ , had begun shooting. The

TABLE 32. *The length of the stem in  $F_3$  of the cross  $M. neglecta \times oxyloba$ , 8. 8 and 8. 9, 1924.*

Field No.	Number plants	Mean	Coeff. variat.	Field No.	Number plants	Mean	Coeff. variat.	Field No.	Number plants	Mean	Coeff. variat.
<i>Oxyloba</i> ...	117	37,7	20,9	229	43	8,8	72,8	258	24	16,7	33,2
202	23	12,3	47,2	231	51	13,5	70,8	261	20	25,5	43,4
211	22	36,8	36,5	235	28	18,21	37,9	265	45	31,6	22,4
213	29	25,8	19,3	236	61	18,2	37,5	267	22	25,2	22,9
214	49	27,7	29,2	237	65	34,4	20,7	270	20	34,5	29,8
215	71	35,5	20,9	238	43	18,7	34,6	274	54	19,1	45,1
216	30	26,8	31,7	242	31	6,5	36,0	276	45	12,9	46,0
217	38	30,1	31,9	246	23	19,9	37,9	277	62	11,5	64,1
219	44	27,9	18,2	247	41	12,9	60,9	279	44	7,3	36,7
220	53	16,4	43,0	250	32	14,5	50,5	283	24	24,6	15,4
223	53	11,1	89,1	253	20	18,0	41,1	284	43	19,1	31,3
227	46	8,0	50,6	254	55	22,3	34,7	285	34	24,7	25,6
228	26	11,2	44,1	255	27	13,1	47,0	—	—	—	—

TABLE 33. *The variation of the means of the stem length in  $F_3$  of the cross  $M. neglecta \times oxyloba$ , August 8—9, 1924.*

Length of stem in cm.	10	15	20	25	30	35	Total number of $F_3$ -lines	
Number of $F_3$ -lines .....	4	9	9	4	5	4	2	37

means and the coefficients of variation of  $F_3$  do not indicate the existence of any reliable transgressions as to earliness. Only two plants in line 211 are taller than *M. oxyloba*. This fact, however, in addition to the high value of the coefficient of variation in this line (indicating heterozygosity), make it probable that more reliable transgressions would have been obtained if a greater number of plants of this line had been raised. Other lines with a mean approaching that of *M. oxy-*



*loba* seem to be more or less homozygous when the value of the coefficient of variation is taken in consideration. Transgression as to lateness probably occurred. Several plants were decidedly later than *M. pusilla*, which is about as early as *M. neglecta*. It should also be pointed out that in several  $F_3$ -lines with intermediate value of earliness the values of the coefficient of variation are of about the same size as those of *M. oxyloba*, indicating constancy of these lines.

The above detailed segregations give evidence of the fact that the differences seen as regards earliness in the parent species are caused by several factors. As the geographical distribution of these species is

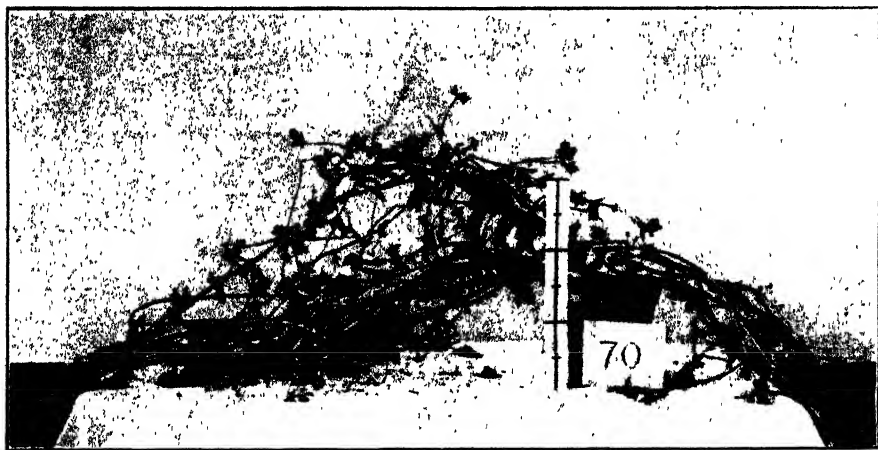


Fig. 20. *M. oxyloba*  $\times$  *pusilla*,  $F_1$ .

very different, *M. oxyloba* being a southerly type, it would seem to be of some interest to investigate whether or not a correlation may be found between earliness and other characteristics. The flower size and the shape of the leaves were especially examined. An arranging of the variation in tables of correlation was made, and the coefficient of correlation was calculated. The values were statistically insignificant, and the tables are therefore omitted. As regards earliness and other characteristics free combination was also found. An attempt to establish a correlation between habitus and earliness was made in  $F_3$  but failed.

In addition a number of other characteristics has been investigated. They are not suitable for numerical description and tabulation, however, and therefore only a short summary of the genetical behaviour of these characteristics will be given.

*M. neglecta* and *M. oxyloba* are very similar as to the shape of the sepals (Fig. 10, 1 and 10, 4, pag. 270). They are in both species rounded with a rather long point. The point is somewhat longer in the latter species. This characteristic proved to be intermediate in  $F_1$  (Fig. 10, 9, pag. 270). The segregation in  $F_2$  was decidedly transgressive. Types were obtained with a point markedly longer than that of the parent species. Plants were further found with sepals resembling those of *M. parviflora* (Fig. 27, pag. 308), although no  $F_2$ -plant had the calyx as large as in this species. This, however, was the case in several  $F_3$ -lines. In this generation types were found with a calyx quite identical with that of *M. parviflora*. The pleiotropical effect of the »*oxyloba*-



Fig. 21. *M. parviflora* × *pusilla*,  $F_1$ .

factor» was clearly seen in the calyx. All plants with serrate leaves had also long-pointed sepals, and the transgressions as to long point also belonged to this type. Plants with crenate leaves had less pointed, or obtuse sepals. These latter types had the sepals decidedly shorter than the serrate plants. Transitions were found between the pointed and the obtuse types in the crenate plants, and therefore the dividing up of the variation into classes was omitted. From the facts now detailed it is clear, that the genetical constitution of the sepals in *M. neglecta* and *M. oxyloba* is very different, although the shape of the sepals is almost the same. When the »*oxyloba*-factor» and the factors for sepals of *neglecta*-type are absent the *parviflora*-type appears.

The colour of the petals is different in the two parent lines. The petals are white with darker stripes in *M. neglecta*; they are light red in *M. oxyloba*. In  $F_2$  and  $F_3$  segregation occurred with distinct trans-

gressions; plants with rather dark red flowers (although not as dark as in *M. silvestris*) were obtained.

Marked differences in growth-form between the parent species were not found. The stem in both species is erect, and the large branches at the base of the stem are prostrate. Nevertheless, segregation as to growth-form was obtained in  $F_2$  and  $F_3$ . In most of the  $F_3$ -lines the branches showed the same character as in the parents, but in many lines ascending branches were found. In one line they were strictly erect as in *M. crispera*. The type of ramification also showed segregation, although the parents are very much alike in this respect. Some highly ramified lines were present; these plants had almost the appearance of scrubby shrubs. The factors for growth-form and for ramification are apparently different in the parent species, although the two species phenotypically are very much alike.

#### b. NOTES ON AN ABERRANT LEAF-TYPE IN $F_3$ .

In one of the  $F_3$ -plots (no. 286—1924) plants were found with leaves of another type than the usual. It resembled that of *M. oxyloba* to a certain extent, but the incisions reached down to the leaf-base, and the blade became dissected. The degree of dissection varied, however, rather much. When at its extreme the lobes were very narrow (= Type A, Fig. 28, 1, pag. 311); in some plants, on the other hand, the incisions were rather small, and the leaves resembled those of *M. oxyloba* (= Type C, Fig. 28, 3, pag. 311). Transitions between these types were also found (= Type B, Fig. 28, 2). Plants with typical crenate leaves were also obtained in this line (Fig. 28, 4, pag. 311).

TABLE 34. *The leaf-types in the  $F_3$ -plot no. 286 of the cross *M. neglecta*  $\times$  *oxyloba* 1924. A = highly dissected, C = less dissected, B = intermediate.*

Leaf type	Dissected			Crenate	Ratio of dissected: crenate
	A	B	C		
Number of plants .....	8	5	17	6	30 : 6

The frequency of these leaf-types is seen in table 34. The ratio of dissected and crenate leaves is 30 : 6, or 3,33 : 0,67, with  $m_{(K)} = 0,287$ , and  $D/m_{(K)} = 1,27$ ; monohybrid segregation as to the characteristics dissected and crenate is apparently at hand. Whether segregation

occurred within the dissected type could not be ascertained in this generation. Therefore most of the plants in the plot became isolated, and another generation was raised.

TABLE 35. *The segregation of the aberrant leaf-type in  $F_4$  of the cross  $M. neglecta \times oxyloba$ , 1925.*

No.	Parent type	Dissected			Crenate	No.	Parent type	Dissected			Crenate	No.	Parent type	Dissected			Crenate
		A	B	C				A	B	C				A	B	C	
394	A	29	1	—	—	384	C	2	8	1	4	403	C	3	6	—	3
408	A	4	1	—	—	389	C	—	5	—	3	405	C	—	—	2	1
410	A	4	1	—	—	390	C	3	12	—	1	406	B	3	19	17	26
411	C	12	4	—	—	392	C	—	5	5	1	413	C	—	36	13	18
385	A	11	24	1	—	393	C	1	8	5	9	414	C	4	8	1	5
396	B	10	11	16	—	397	B	6	17	4	13	415	C	—	4	7	8
404	C	17	10	1	—	293	B	2	5	7	8	386	Cren.	—	—	—	8
407	A	29	16	1	—	400	B	1	21	1	1	395	»	—	—	—	27
412	C	4	3	1	—	401	C	1	14	—	8	399	»	—	—	—	13
383	C	15	45	—	21	402	C	14	27	4	1	409	»	—	—	—	23

The results of these isolations are seen in table 35. The assumption of monohybrid segregation in dissected types in different shadings, as well as in crenate, is verified by the segregations of this generation. All 4 lines, with 81 plants, descending from the crenate type, bred true. 26 lines were of *dissectum*-type; 9 were regarded as constant, although the number of plants was rather small in some lines, and 17 showed segregation. The ratio of constant segregating lines thus becomes almost exactly 1 : 2. The ratio of dissected and crenate types in the segregating lines became 368 : 131, or 2.85 : 1.05, with  $m_{(K)} = 0.078$ , and  $D/m_{(K)} = 0.65$ .

Whether the dissected type is due to one single factor or to a ground-factor with several additional factors cannot be deduced from the segregations. The first alternative is probably the correct one. All descendants from the most dissected types (Type A) were dissected, although it should be pointed out that the number of plants in some lines was too small for a definite conclusion as to the constancy. Lines descending from  $F_3$ -plants of less dissected types (Types B and C) either proved to be constantly dissected or showed segregation in dissected types of various shadings and in crenate types. This fact speaks in favour of the assumption that the segregation is due to only one factor,  $D$ , which possesses only partial degree of dominance, as is the rule

in *Malva*. The extremely dissected type is the homozygote, and the less pronounced types are the heterozygotes. The cause of the constancy in several plants of the latter type is no doubt due to the modification of the »dissected» leaf character. In 1925 it was often found that the lowest leaves on a plant were quite similar to those of *M. oxyloba*, while the upper, especially the late summer leaves, were pronouncedly dissected and identical with type A or B. It therefore appears probable that the  $F_3$ -plants classified in 1924 in type C, which in 1925 proved to be constant, had become incorrectly assigned.

The interrelation between this »dissectum-factor» and the factor for serration of the leaves (the »oxyloba-factor») is not yet known. Plants with slightly dissected leaves (Type C) were in 1924 thought to be identical with the *oxyloba*-type, but the genetics of the *dissectum*-type C, as well as additional studies on the modification in 1925, proved that they are genotypically different. In order to study the interrelation more closely the dissected type was crossed last summer with *M. neglecta*, *M. oxyloba*, and with *M. parviflora*.

The question as to the cause of the occurrence of this singular leaf-type now becomes of interest. It was found in  $F_3$  of a species cross with rather complicated segregation (it might have been present already in  $F_2$  although overlooked on account of its resemblance to the ordinary serrate type). It lies close at hand to interpret the aberrant type as a product of complicated segregation. The results of other crossings between the serrate and the crenate leaf-types, contradict, however, this assumption. These characteristics always showed monohybrid segregation without any transgressions (when the one mentioned in the cross *M. oxyloba*  $\times$  *parviflora*, pag. 244, is left out of question), although several thousand  $F_2$ - and  $F_3$ -plants were examined. In the cross under discussion the rest of the 99  $F_3$ -lines likewise showed typical monohybrid segregation.

The assumption that the dissected leaf-type is caused by mutation remains as a convenient explanation. I, for my part, willingly accept this hypothesis, provided that the term mutation is given the definition of being a process, which gives rise to new types in a way unknown to the experimentalist. Indeed, the assumption of mutation has just now the advantage of being very current among biologists because of its »clearing up» of various biological mysteries. The mutation dealt with in the above belongs to the very small group of positive mutations, as far as can be judged from experiments hitherto performed. Like most other mutations it is less viable than the original type. The pleio-

tropical effect of the »dissectum-factor» is quite as important as that of the »oxyloba-factor», and, like this, it may be disadvantageous to the plant. The dissected plants are smaller, and they seem to develop



Fig. 22. *M. neglecta*  $\times$  *crispera*,  $F_1$ .

slower than the serrate and the crenate types. This is probably due to reduced assimilation brought on by the reduced assimilating leaf surfaces. With regard to the sepals an important pleiotropical effect is also seen; the sepals are still more pointed than in *M. oxyloba*. This similarity as to the pleiotropical effect may indicate that the »dissec-

*tum*»- and the »*oxyloba*-factors» are multiple allelomorphs, a question to be settled by crossings made in 1925. The dissected leaf type may perhaps also be due to a negative mutation in factor *O*.

c. THE RELATIONSHIP OF *M. NEGLECTA* AND *M. OXYLOBA*.

Morphologically *M. neglecta* and *M. oxyloba* are very well-distinguished, even when the serration of the leaves is left out of question.



Fig. 23. *M. neglecta* x *pulchella*, F<sub>1</sub>.

The main differences lie in the reproductive organs, in the size of the flowers, in the shape and the number of carpels, in the length of the

fruit-stalks, etc. I do not venture upon too positive an opinion as to the relationship of these species from a morphological point of view, but, as far as I can see, these species are much more different than are *M. neglecta* and *M. pusilla*. With relationship, morphological or genetical, is here only meant similarity with regard to morphological characteristics or to genotypes. A more detailed account of this subject is given on pag. 341.

The relationship as to the genotypes is somewhat questionable. With regard to the fertility of the  $F_1$  it should be pointed out that in this hybrid the sterility was much smaller than in the cross *M. neglecta*  $\times$  *M. pusilla*. This fact would seem to indicate that these latter species are less related than *M. neglecta* and *M. oxyloba*.

The behaviour of the latter generations of these crosses, on the other hand, does not confirm this presumption. The segregation in  $F_2$  of the cross *M. neglecta*  $\times$  *M. oxyloba* was decidedly intermediate; no large-flowering types could be suspected as varieties of *M. neglecta*, even if the serration of the leaves was left out of consideration. The small-flowering types did not present the remotest resemblance to *M. oxyloba*. In the rather large  $F_3$ -generation a few plants were noted, which habitually resembled *M. neglecta* or *M. oxyloba*, but they differed from these species in several characteristics. As regards the cross *M. neglecta*  $\times$  *M. pusilla* already a  $F_2$ -plant was found to match *M. neglecta*. Many  $F_2$ -plants and even several  $F_3$ -families should without hesitation be classed as pure *M. neglecta*, or as pure *M. pusilla*. The presence of transgressions in the former cross, resulting in the appearance of habitually new types, is another fact to be emphasized. No transgressions were found in the latter cross. I am therefore inclined to regard *M. neglecta* and *M. pusilla* genetically closer related than *M. neglecta* and *M. oxyloba*, in spite of the fact that the  $F_1$ -generation of the cross between the first mentioned species showed greater sterility than the cross between the latter species.

The hybrid *M. neglecta*  $\times$  *M. oxyloba* does not seem to have been described before. This is probably due to the fact that the two species seldom meet in nature; they inhabit different geographical regions, as stated above. The hybrid, if met with, would certainly be recognized rather easily.

##### 5. MALVA NEGLECTA $\times$ PARVIFLORA.

*M. neglecta*  $\times$  *parviflora*. Stem erect even when fully developed (Fig. 19, pag. 289), with scattered stellate and simple hairs. Leaf



*lobes angulate* (Fig. 26, 2, pag. 305). First flower developed in the rosette-stage. Epicalyx of bracts of intermediate shape. Sepals of almost the same shape as in *M. neglecta*, but the whole calyx somewhat larger (Fig. 10, 10, pag. 270). Petals light red, about 10 mm. long (Fig. 11, 10, pag. 272) and about 2 times the length of the calyx. Fruit-stalks very short in the upper part of the stem, long at the base and bent downwards (Fig. 24, 2). Sterile centre about 31 % of the diameter of the fruit. Carpels about 12, with raised margin (Fig. 14, 4, pag. 280), rugose. Pollen fertility 95 %, ovular fertility 95 %. Flowering early, annual.

The hybrid resembles very much the  $F_1$ -generation of the cross



Fig. 24.  $F_1$ -generations. 1) *M. pusilla*  $\times$  *oxyloba*, 2) *M. neglecta*  $\times$  *oxyloba*, 3) *M. neglecta*  $\times$  *parviflora*.

*M. neglecta*  $\times$  *oxyloba* as to various characteristics. The difference as to habitus is considerable, however. This is mainly due to the different shape of the leaves; those of *M. neglecta*  $\times$  *oxyloba* are serrate, while those of *M. neglecta*  $\times$  *parviflora* are crenate. The calyx is also different, that of the latter hybrid is somewhat larger and more obtuse. The most significant characteristics distinguishing the hybrid from the parent species are the size of the petals, which are almost as large as in *M. neglecta*, and the fruit-stalks, which combine the characteristics of the two parents; the upper are rather short, while the lower are long (although not as long as in *M. neglecta*) and bent downwards. The shape of the carpels must also be taken into consideration. The margin

is somewhat more raised than in *M. pusilla*, and the rugosity is also somewhat more pronounced. The fertility is the same as in the cross *M. neglecta*  $\times$  *oxyloba*.

#### a. THE $F_1$ - AND $F_2$ -GENERATIONS.

In 1923 a rather large  $F_2$ -generation was grown. As it was sown rather late it developed poorly in the summer, which was exceptionally cool. Only a small quantity of seeds of  $F_1$ , and none of  $F_2$ , was obtained. The investigation of this cross was therefore made on the  $F_2$ -generation in 1925; a few  $F_3$ -lines were also grown that year.

The segregation of the flower size resembles that of the cross *M. neglecta*  $\times$  *oxyloba*.  $F_1$  was almost as large-flowering as *M. neglecta*, and in  $F_2$  segregates were obtained with flowers as large as those of a *M. neglecta* of middle size. Plants with flowers of the same size as those of *M. parviflora* failed to appear, and the same was the case in the small  $F_3$ -generations. The segregation evidently involved several factors.

TABLE 36. *The segregation of the margin character of the carpels in the cross M. neglecta*  $\times$  *parviflora*, 1925.

Field no.	202	203	Total	Ratio pro 16	Standard error	D'm <sub>(k)</sub>
Raised.....	56	153	209	14,996	0,2594	0,002
Rounded.....	4	10	14	1,004		

The segregation of the shape of the margin also resembled that of the previous cross. Thus the margin of  $F_1$  was raised (see fig. 14, 4, pag. 280). The segregation in  $F_2$  is presented in table 36. The ratio of »raised» and »rounded» is almost exactly 15 : 1, with  $D'm_{(k)} = 0,002$ . The raised type showed also in this cross segregation in different shadings. From types with an almost invisible swelling types occurred, which resembled *M. oxyloba* in this respect. Any attempt to classify this variation was not tried.

Only 5  $F_3$ -lines were in culture: two showed dihybrid segregation in the ratios 27 : 1 and 21 : 1 respectively, and two were monohybrids showing the ratios 19 : 5 and 8 : 3. The fifth line, with 11 plants, was constant and raised, although the degree of swelling varied. This line may have been constant, or it may have been a dihybrid segregating one.

Factorially the segregation is evidently the same as in the previous cross. The difference between the »raised» and the »rounded» is due

to two factors, and the highly raised margin of the *parviflora*-type requires, at least, still another factor.

TABLE 37. *The length of the stem in the cross M. neglecta*  
*× parviflora*, 7. 15, 1925.

Length of stem	10	15	20	25	30	35	40	45	50	55	60	65	Mean
<i>Neglecta</i> ...	8	59	27	2	—	—	—	—	—	—	—	—	13,7
<i>F</i> <sub>1</sub>	—	—	—	—	—	—	5	2	16	8	10	—	49,5
<i>Parviflora</i>	—	—	—	—	—	—	—	1	3	11	11	11	57,1
<i>F</i> <sub>2</sub>	—	2	8	16	22	40	44	31	20	15	2	1	38,5

The variation in earliness is presented in table 37. The variation was determined in the same way as in the cross *M. neglecta*  $\times$  *oxyloba*. The measurements were made relatively later, and therefore the differences between *M. neglecta* and *M. parviflora* became somewhat larger than between the parents of the previous cross; a contributive cause may be the greater height of *M. parviflora*. *F*<sub>1</sub> resembled this latter species as regards earliness, and the degree of dominance was about the same as in the previous cross. The segregation in *F*<sub>2</sub> was continuous also here, and no transgressions appeared. It is evidently caused by several factors. The *F*<sub>3</sub>-generation was very small and was not examined.

TABLE 38. *The position of the first developed flower in the cross M. neglecta*  $\times$  *parviflora*, 1925.

Field no.	202	203	Total	Ratio pro 4	Standard error	D/m(K)
Rosette-stage	48	107	155	2,79	0,163	1,29
High .....	12	55	67	1,21		

As held forth in the diagnoses the first flower in *M. parviflora* does not develop until the stem is rather high, while in *M. neglecta* flowering already sets in in the rosette-stage. *F*<sub>1</sub> had the character of the latter species in this respect. It should be pointed out, however, that the development of the first flower sometimes is retarded until the stem has become some cm. high.

The segregation is seen in table 38. The column marked »rosette-

stage» refers to the plants flowering already while in the rosette-stage, and »high» refers to the plants, where flowering does not begin until the stem is rather high. Judging from the ratio of »rosette-stage» : »high»,  $2,79 : 1,21$ , pro 4, the segregation is monohybrid.  $D/m_{(K)}$  is  $1,29$ ; the number of »high» is thus somewhat too great, probably on account of modifications among the »rosette-stage» flowering individuals.

According to the segregation in this  $F_2$ -generation the rosette-stage flowering is due to one factor,  $E$ . This assumption should be verified by an examination of  $F_3$ , but this generation was too small to allow safe conclusions to be drawn. The results of the cross *M. oxyloba*



Fig. 25.  $F_1$ -generations. 1) *M. neglecta*  $\times$  *pusilla*, 2) *M. crispa*  $\times$  *neglecta*, 3) *M. neglecta*  $\times$  *pulchella*.

$\times$  *pusilla* (pag. 309), however, confirm the correctness of the one-factor view.

The segregation of the shape of the sepals was very marked. As far as I could see the variation was continuous, and segregates resembling the one or the other of the parents were obtained. Transgressions were also present; some remarkable types with calyx of *parviflora*-type, although considerably larger, were likewise obtained.

Other characteristics showed similar segregations to the ones described in the previous cross; the size and the direction of the fruit-stalks, the number of carpels, the sterile centre and the flower colour belong here. Measurements were not made, however. It should also be held forth that the crenation of the leaves did not show any segregation; all  $F_2$ - and  $F_3$ -plants were crenate as the parent species. Any decrease in the fertility was not observed.

b. THE RELATIONSHIP OF *M. NEGLECTA* AND *M. PARVIFLORA*.

*M. neglecta* and *M. parviflora* are morphologically rather different, especially in the organs of reproduction. It seems to me that also these species are morphologically less related than *M. neglecta* and *M. pusilla*.

The genotypical relationship, manifested by the segregations, seems to be of the same nature as that between *M. neglecta* and *M. oxyloba*. The high fertility of  $F_1$  would seem to indicate a close relationship. The segregation, on the other hand, was intermediate, and no type was obtained that could be classed with either parent species. This fact indicates important differences in the genotypes of the parents.

The results of the above cross speak much in favour of the correctness of the idea of uniting *M. oxyloba* and *M. parviflora* into one species. The variation in  $F_2$  of the crosses between these species and *M. neglecta* shows a striking parallelism. It is true, transgressions in growth-form were not obtained in the last treated cross but this, most probably, is due to the small number of plants available.

*M. neglecta*  $\times$  *parviflora* is not yet found in nature. Both parent species occur in the same countries, but *M. parviflora* is a ruderal, and the chances for the growing side by side of the two species are not very great. As fertilization in *M. parviflora* has as a rule already taken place when the buds open, the probability of spontaneous crossing will be still more reduced.

6. *MALVA OXYLOBA*  $\times$  *PUSILLA*.

*M. oxyloba*  $\times$  *pusilla*. Stem prostrate when fully developed (Fig. 20, pag. 292), with scattered stellate hairs. Leaves serrate (Fig. 26, 3, pag. 305). First flower developed in the rosette-stage. Epicalyx of bracts of intermediate shape. Sepals intermediate (Fig. 10, 11, pag. 270). Petals light red, about 8 mm. long (Fig. 11, 11, pag. 272), 1.5 times the length of the calyx. Fruit-stalks very short in the upper part of the stem, of medium length in the lower parts of the plant and bent downwards (Fig. 24, 1, pag. 300). Early flowering, annual.

This hybrid is particularly well-distinguished from the parents by the serration of the leaves, which is of the heterozygous type, and by the fruit-stalks, which are short in the upper part of the stem and of middle size in the lower portions. The fruit-stalks are decidedly shorter than in the case of the two previous crosses. This, evidently, is due to the fact that the fruit-stalks are decidedly shorter in *M. pusilla*

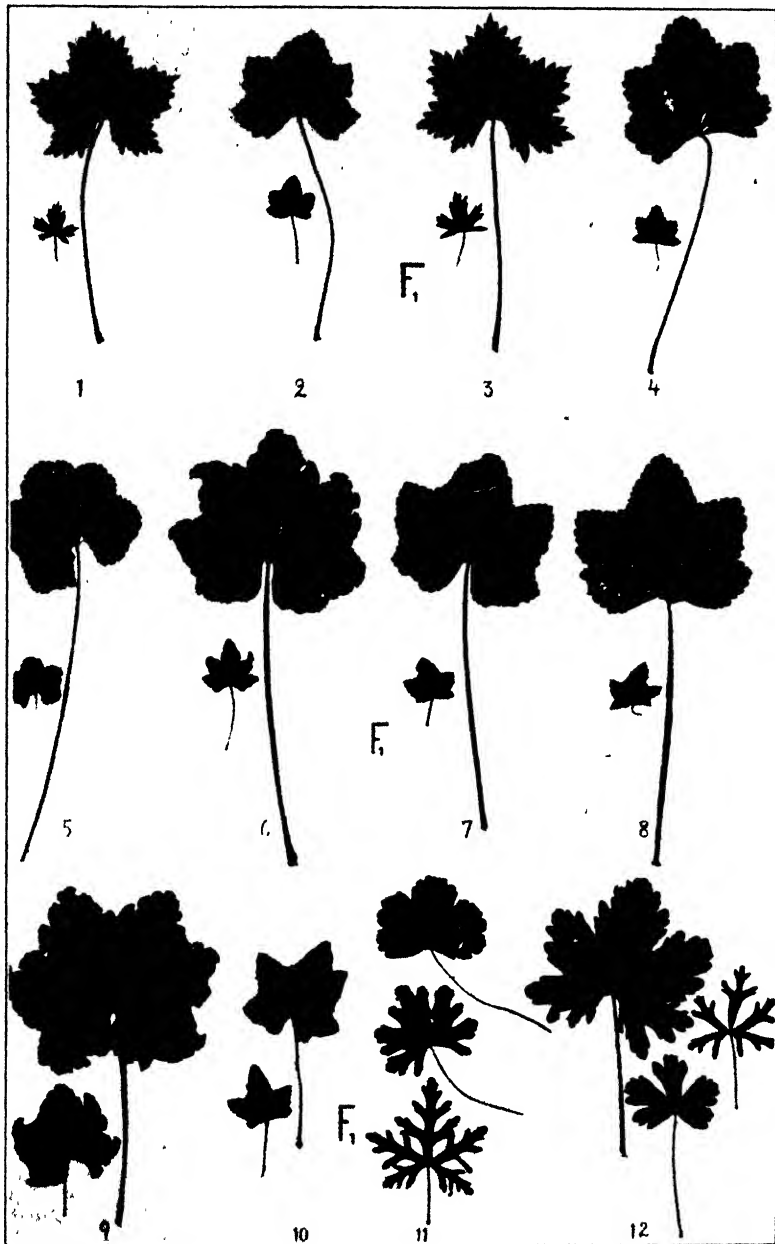


Fig. 26. Leaves of  $F_1$ . 1) *M. neglecta*  $\times$  *oxyloba*, 2) *M. neglecta*  $\times$  *parviflora*, 3) *M. oxyloba*  $\times$  *pusilla*, 4) *M. parviflora*  $\times$  *pusilla*, 5) *M. neglecta*  $\times$  *silvestris*, 6) *M. crispa*  $\times$  *neglecta*, 7) *M. neglecta*  $\times$  *pulchella*, 8) *M. pusilla*  $\times$  *pulchella*, 9) *M. crispa*  $\times$  *silvestris*, 10) *M. pulchella*  $\times$  *silvestris*, 11) *M. Alcea*  $\times$  *moschata*, 12) *M. Alcea*  $\times$  *moschata*.

than in *M. neglecta*. The margin of the carpels approaches almost that in *M. oxyloba*. The stem becomes prostrate when the plant is fully developed, and more so, as it would seem, as in the case of *M. pusilla*. The fertility of the hybrid was not determined as the preparations were lost.

a. THE  $F_2$ - AND  $F_3$ -GENERATIONS.

$F_2$  has been grown during three years, but a closer study of the variation was postponed till 1925.  $F_1$  shows heterozygote-serration, and the segregation in  $F_2$  presented in table 39, is monohybrid.

TABLE 39. *The segregation of the serration of the leaves in  $F_2$  of the cross  $M. oxyloba \times pusilla$ .*

No.	1923		1924	1925			Total	Ratio pro 4	$m_{(K)}$	$D/m_{(K)}$
	140	141	108	217	218	219				
Serrate ...	55	46	11	13	18	4	147	2,90	0,122	0,82
Crenate ...	21	16	6	2	8	3	56	1,10		

TABLE 40. *The segregation of the serration in  $F_2$  of the cross  $M. oxyloba \times pusilla$ , 1925.*

No.	Serrate	Crenate	No.	Serrate	Crenate	No.	Serrate	Crenate
220	12	—	224	12	7	225	—	56
231	58	—	226	19	3	228	—	47
234	14	—	227	7	1	230	—	28
221	21	6	229	37	16	232	—	20
222	31	8	223	—	22	233	—	37

The ratio of serrate and crenate types in  $F_2$  is 2,90 : 1,10, with  $D/m_{(K)} = 0,82$ . The assumption of monohybrid segregation is also verified by the  $F_3$ -generation (table 40). The descendants of the crenate  $F_2$ -plants are all crenate.  $\frac{1}{3}$  of the serrate breeds true in  $F_3$ , and  $\frac{2}{3}$  show segregation in serrate and crenate in the ratio 127 : 41; thus almost in the ratio 3 : 1. An interesting fact is the appearance of transgressive serrate types in  $F_3$ , which types almost approach the dissected type recorded in the cross *M. neglecta*  $\times$  *oxyloba*. Probably the origin of these transgressions has something to do with the fact that the leaves in *M. pusilla* in reality are intermediate between the serrulate

and the crenate types. A genetical connection between these transgressions and the *dissectum*-type is probably not at hand.

As is pointed out in the diagnosis of the hybrid the *oxyloba*-margin shows dominance to the ordinary extent. In  $F_2$  segregation takes place in types resembling *M. oxyloba*,  $F_1$ , and *M. pusilla*. The two first mentioned types are impossible to distinguish from each other in  $F_2$  — just as in the case of the homo- and the heterozygote-serration. The difference between these types and the third, on the other hand, is rather distinct.

TABLE 41. *The segregation of the margin character of the carpels in  $F_2$  of the cross *M. oxyloba*  $\times$  *M. pusilla*, 1925.*

No.	217	218	219	Total	Ratio pro 4	$m_{(K)}$	$D, m_{(K)}$
Highly raised .....	7	19	4	30	2,73	0,261	1,03
Raised .....	6	6	2	14	1,27		

The segregation in  $F_2$  is seen in table 41. The ratio of »highly raised», i. e. types resembling *M. oxyloba* or  $F_1$ , and »raised», i. e. types resembling *M. pusilla*, is 30 : 14, or 2,73 : 1,27, with  $Dm_{(K)} = 1,03$  pro 4. The segregation is evidently monohybrid.

TABLE 42. *The segregation of the margin character of the carpels in  $F_3$  of the cross *M. oxyloba*  $\times$  *M. pusilla*, 1925.*

No.	Highly raised	Raised	No.	Highly raised	Raised	No.	Highly raised	Raised
224	16	—	221	19	7	220	—	9
229	50	—	223	10	8	222	—	35
230	27	—	227	3	2	225	—	51
231	28	—	228	19	7	226	—	30
233	36	—	232	14	3	234	—	14

The behaviour of the  $F_3$ -generation (table 42) confirms the presumption of a monohybrid segregation scheme, although the number of segregating  $F_3$ -lines is somewhat too small. The segregating  $F_3$ -lines show monohybrid segregation; the number of »raised», however, is somewhat too high. The observed ratio is 65 : 27, or 2,67 : 1,33 pro 4, with  $Dm_{(K)} = 1,82$ . On account of the segregation in  $F_2$  and  $F_3$  the



conclusion seems legitimate that the difference between the *oxyloba*-margin and the *parviflora*-margin is due to one single factor, *F*.

A comparison of the results of this segregation with those obtained in the crosses *M. neglecta*  $\times$  *oxyloba* and *M. neglecta*  $\times$  *pusilla* makes clear the factors for »raised margin». In the last mentioned cross the *pusilla*-margin proved to be caused by two factors, *A* and *B*. The present cross showed that the highly raised margin of the *oxyloba*-type involves a third factor, *F*. In the cross *M. neglecta*  $\times$  *oxyloba* the

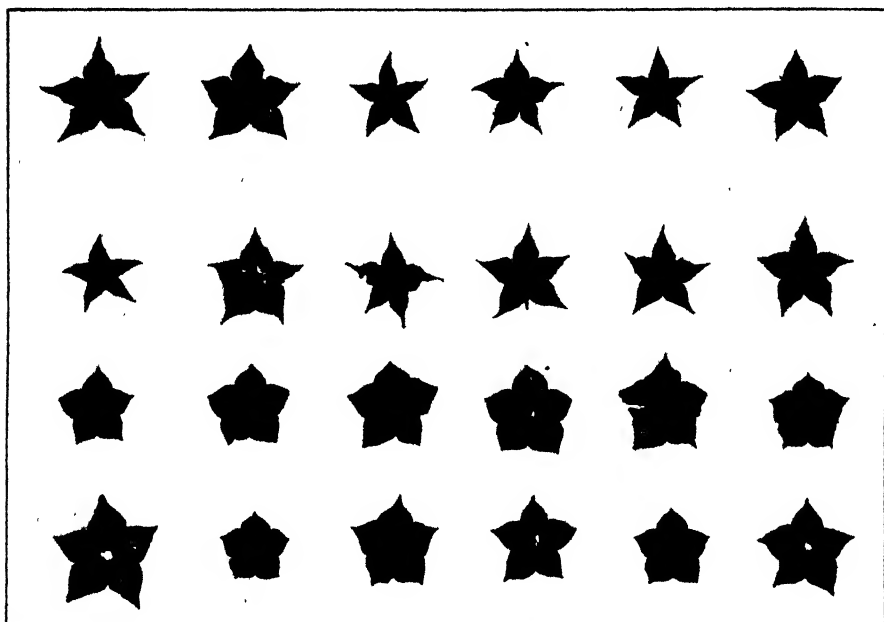


Fig. 27. Calyx in  $F_2$  of the cross *M. neglecta*  $\times$  *oxyloba*.

»raised» and the »rounded» were obtained in the ratio 15 : 1. This result points to the supposition that the factor for the *oxyloba*-margin, *F*, exercises its influence only if at least one of the factors for the *pusilla*-margin is present. Only 8 individuals among 421 had *oxyloba*-margin, which gives a ratio of 1 : 51.6. Provided that factor *F* exercises an influence only in those cases, where the factors *A* and *B* are both present the ratio would be 1 : 63; the co-operation of *F* with *A* alone, or *F* with *B* alone, gives the ratio 1 : 15 (60 : 4). Another possibility, viz. that the combinations *F* + *A* and *F* + *B* both would give rise to the *oxyloba*-margin, would give the ratio 1 : 8.14 (57 : 7). The first mentioned presumption is evidently the correct one. The nature of the

margin character in  $F_1$  of the present cross shows that the effect of the factor  $F$  is rather diminished when the factors  $A$  and  $B$  represent heterozygotes, a fact also born out by the behaviour of the margin character in  $F_2$ .

TABLE 43. *The position of the first developed flower in  $F_2$  of the cross  $M. oxyloba \times pusilla$ , 1925.*

Field no.	217	218	219	Total	Ratio pro 4	Standard error	$D/m_{(K)}$
Rosette-stage	10	18	5	33	2,93	0,258	0,03
High .....	3	8	1	12	1,07		

The position of the first developed flower has also been investigated in this cross. The ratio of the rosette-stage flowering plant and the rest in  $F_2$  (see table 43) is 33 : 12, or 2,93 : 1,07 pro 4, with  $D/m_{(K)} = 0,03$ . The segregation is also here due to the factor  $E$ . That this factor really is identical with that found in  $M. neglecta$  is proved by the fact that no segregation occurs in the cross  $M. neglecta \times pusilla$  with regard to these characteristics.

TABLE 44. *The position of the first developed flower in  $F_3$  of the cross  $M. oxyloba \times pusilla$ , 1925.*

No.	Rosette-stage	High	No.	Rosette-stage	High	No.	Rosette-stage	High
224	15	(1)	222	27	6	231	45	11
225	51		223	14	4	232	7	11
228	45	(1)	226	23	7	220		9
229	49	(1)	227	8	1	233	—	34
221	19	8	230	16	12	234		15

The presumption of a monohybrid segregation is confirmed by the results of the raising of  $F_3$ , demonstrated in table 44. The ratio of the constant and the segregating  $F_3$ -lines with »first flower developed in the rosette-stage» and the constant »high» lines is 4 : 8 : 3, thus almost exactly the theoretical value. It should be pointed out that in each of nos. 224, 228 and 229 one plant was listed as dubiously »high», probably on account of the above mentioned modification. In the segregating lines 159 »rosette-stage» plants and 56 »high» plants were found, or 2,96 : 1,04 pro 4, with  $D/m_{(K)} = 0,03$ .

Among other characteristics studied in this cross the variation of

the length of the fruit-stalks should be mentioned. This character showed also here continuous variation, and the same was the case with the colour of the flowers; transgressive red flowers were also obtained in this cross. The difference in the size of the flowers was rather insignificant in both parents, but segregation resulted nevertheless. As far as could be judged from mere inspection — measurements were not made — transgressions were present; types were found with flowers somewhat larger than those of *M. pusilla*. The number of carpels was about 10 in both parent lines and in  $F_1$ . Any segregation in  $F_2$  was not observed, which points to the correctness of the assumption that the segregation of this character is due to the same factor in *M. neglecta*  $\times$  *pusilla* and in *M. neglecta*  $\times$  *oxyloba*. The same holds true of the sterile centre of the fruit.

#### 7. *MALVA PARVIFLORA* $\times$ *PUSILLA*.

*M. parviflora*  $\times$  *pusilla*. Stem prostrate when fully developed (Fig. 21, pag. 293), with scattered stellate hairs. Leaf lobes angulate (Fig. 26, 4, pag. 305). First flower developed in the rosette-stage. Epicalyx of bracts of intermediate shape. Sepals intermediate (Fig. 10, 12, pag. 270). Petals light red, about 8 mm. long (Fig. 11, 12, pag. 272), 1.5 of the length of the calyx. Fruit-stalks very short in the upper part of the stem, of medium length in the lower portions and bent downwards. Carpels with raised margin (Fig. 14, 5, pag. 280). Early flowering, annual.

It is a difficult task to distinguish this hybrid from the parent species, if these are not grown side by side for comparison. The most important characteristics are the fruit-stalks and the margin of the carpels, which resemble those of the previous hybrid. Other characteristics are the hairiness and the shape of the leaf lobes; this latter character, as a rule, is left out in the diagnoses as the exact shape is difficult to describe. The leaf lobes are rounded in *M. pusilla*; in *M. parviflora* they are angulate, and the latter type dominates in  $F_1$ . The angulate type of the leaf lobes, combined with a hairiness of about the same type as in *M. pusilla* (*M. parviflora* is almost glabrous), must be regarded as valuable characteristics for the identifying of the hybrid. The shape of the epicalyx and the calyx are less valuable on account of the necessity of having the parents for comparison. The same is the case with the colour of the flower, which, besides, disappears more or less when the plants are dried for the herbarium. The fertility of the hybrid has not been investigated.

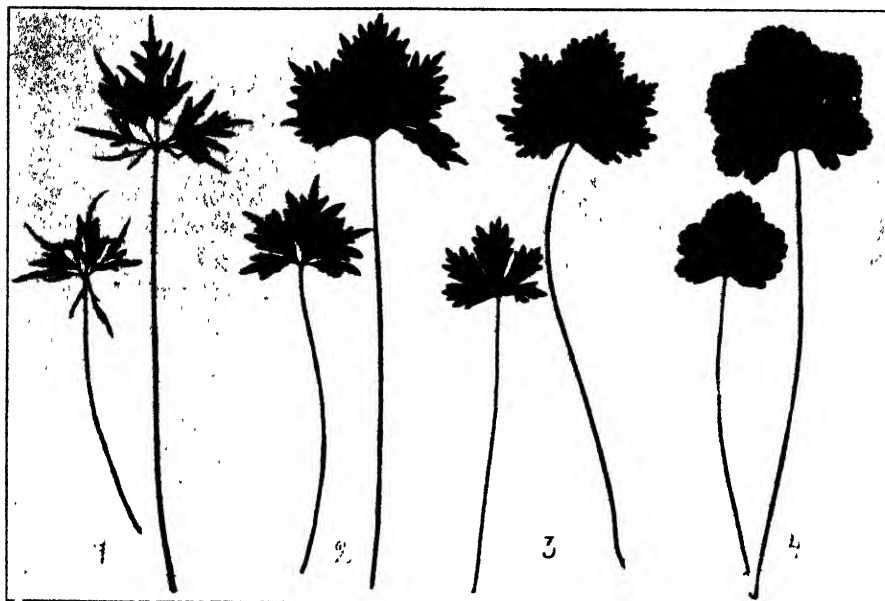


Fig. 28. Leaves of the mutation in the cross *M. neglecta*  $\times$  *oxyloba*.

#### a. THE $F_2$ -GENERATION.

Only a small  $F_2$ -generation was grown in 1925, and only the margin character was investigated in detail.

TABLE 45. The segregation of the margin character in  $F_2$  of the cross *M. parviflora*  $\times$  *pusilla*, 1925.

No.	212	213	214	Total	Ratio pro 4	Standard error	$D/m_{(K)}$
Highly raised	22	45	19	86	3,13	0,165	0,79
Raised .....	6	6	2	14	0,87		

$F_2$  shows segregation in »highly raised» types, resembling *M. parviflora* or  $F_1$ , and in »raised» types, resembling *M. pusilla*. The ratio, presented in table 45, is 86 : 14, or 3,13 : 0,87 pro 4, with  $D/m_{(K)} = 0,79$ . The segregation is due to one single factor also in this cross, and this factor must be identical with the factor  $F$ , recorded in the previous cross, as no segregation of the margin character was observed in the cross *M. oxyloba*  $\times$  *parviflora*.

Other characteristics showed also the same type of segregation as that recorded in the previous cross, as far as could be judged from superficial examination of the cultures. Most plants were intermediate as to habitus; plants resembling the parents were not obtained.

b. THE RELATIONSHIP OF *M. pusilla*, *M. oxyloba* AND  
*M. parviflora*.

The morphological differences between *M. pusilla* and *M. oxyloba* seem to be greater than between *M. pusilla* and *M. parviflora*. A closer examination, however, gives at hand that these differences are only due to the pleiotropical effect of the *oxyloba*-factor. Whether or not these small-flowering species are morphologically closer related with each other than with *M. neglecta* is not easily ascertained. I am inclined to think that the three first mentioned species really are closer related. These resemble each other much more as regards the size of the flower, the number, the margin and the rugosity of the carpels, and the sterile centre of the fruit than they resemble *M. neglecta*, and the same is the case with the anthers, not dealt with in this paper. The number of the anthers is about 10 in the first mentioned species; in *M. neglecta* the number of the anthers is much higher. With regard to epicalyx and fruit-stalks *M. pusilla* stands between *M. parviflora*—*oxyloba* and *M. neglecta*. It should be emphasized, however, that *M. parviflora*—*oxyloba* no doubt must be regarded as a well-defined species from a morphological point of view.

The investigation of the genetics of these types has been rather superficial, and only small generations have been grown. It was thought best to avoid too extensive cultures when not strictly necessary, as the examination of quantitative segregating characters requires much time. When large generations of a cross between two species were grown the number of plants of a cross between one of these species and a supposed variety of the other was reduced, and this was the course followed with regard to these crosses. *M. neglecta* and *M. pusilla* were regarded as belonging to one species, and as large generations were grown of the cross *M. neglecta*  $\times$  *oxyloba* the raising of large generations of the cross *M. neglecta*  $\times$  *pusilla* was regarded unnecessary. The segregation of these crosses, nevertheless, gives some informations as to the genotypical relationship of the three species now discussed. The habitus of most of the  $F_2$ - and  $F_3$ -segregates is intermediate, and they would scarcely be suspected to belong to either parent-species (with one single exception; see below). This fact points

to the conclusion that there exist rather large differences between the genotypes, and that these species genetically are very well-distinguished. Of course, a greater number of individuals would have been desirable.

Whether or not *M. pusilla* is genetically closer related to *M. parviflora*—*oxyloba* than to *M. neglecta* cannot be decided with certainty in this cross. Most of the  $F_2$ - and  $F_3$ -plants were intermediate, as pointed out in the above, but one  $F_3$ -family showed great resemblance to *M. oxyloba*. As a fact, it differed from the other  $F_3$ -lines to such an extent that a mistake in planting was at first suspected. A closer investigation, however, gave at hand that the fruits were of the same shape as those of *M. pusilla*, and, further, that the flowers of some plants were transgressively red-coloured, and, in some cases, somewhat larger than those of *M. oxyloba*, which all goes to prove that this family really was an  $F_3$ . The occurrence of this type might be due to mere chance without significance in this connection. On the other hand, it may indicate a closer relationship between *M. oxyloba* and *M. pusilla* than between *M. oxyloba* and *M. neglecta*. In the cross between these latter species no plants resembling the parent species were obtained, although the number of individuals was several times greater. A good indication as to the relationship would be furnished by an investigation of the fertility, but the preparations of both crosses were unfortunately lost.

The hybrids *M. oxyloba*  $\times$  *pusilla* and *M. parviflora*  $\times$  *pusilla* do not seem to have been found wild in nature. The floristic handbooks known to me, in any case, do not record such findings. The cause may be the same as that held forth in the discussion of the two previous crosses.

#### 8. MALVA NEGLECTA $\times$ SILVESTRIS.

*M. neglecta*  $\times$  *silvestris*. Stem erect, branches prostrate-ascending, rough haired with simple and stellate hairs. Leaf lobes rounded (Fig. 26, 5, pag. 305). First flower developed in the rosette-stage. Epicalyx and calyx intermediate (Fig. 10, 14, pag. 270). Petals red violet, about 22 mm. long (Fig. 11, 14, pag. 272), about  $2\frac{1}{2}$ —3 times of the length of the calyx. Fruit-stalks rather long and bent outwards. Sterile centre 37.5 % of the diameter of the fruit. Carpels about 12, with slightly raised margin, rugose, hairy. »Pollen-fertility» 80 %, fertility of the ovules 80 %. Intermediate as to flowering, biennial or perennial.

Habitually this hybrid resembles *M. silvestris* to a surprising degree. When growing in the experimental field without this species for comparison it would be identified with *M. silvestris*. Indeed, eminent florists have declared it as belonging to this species, when only its habitus has been examined. When *M. silvestris* has been available for comparison there has been no hesitation as to its hybrid nature. The most important characteristics distinguishing the hybrid are: 1) the growth-form with prostrate-ascending branches (the branches are erect in *M. silvestris*, especially in the second year); 2) the earliness, which approaches that of *M. neglecta* (during the second year this character is less reliable); 3) paler and smaller flowers than in *M. silvestris*;

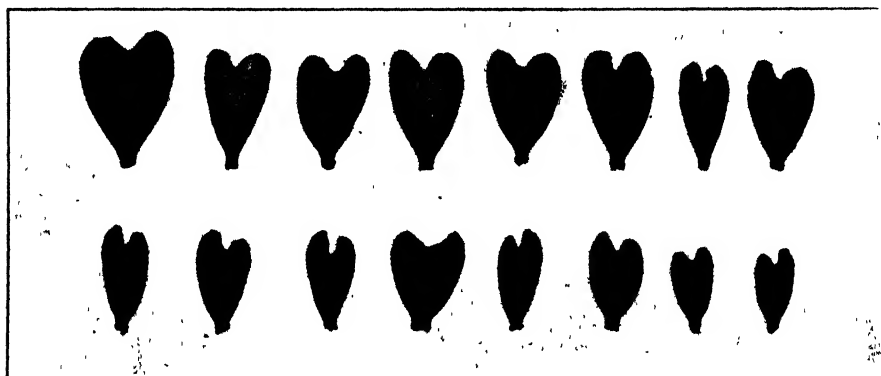


Fig. 29. Petals in  $F_2$  of the cross *M. neglecta*  $\times$  *silvestris*.

4) the number of carpels (12), the hairiness and the slightly raised margin of the carpels. The carpels are glabrous in *M. silvestris*, and the margin is distinctly raised. With no access to *M. silvestris* for comparison the characteristics of the fruit, and perhaps the growth-form, are alone reliable and distinctive hybrid features. As regards the size of the plant the hybrid approaches *M. silvestris*, although it is not so vigorous. Unfortunately, the habitus photograph taken to illustrate the hybrid proved a perfect failure.

The high fertility of the hybrid is rather unexpected. It seems even higher than in the cross *M. neglecta*  $\times$  *pusilla*.

#### a. THE $F_2$ -GENERATION.

A rather large  $F_2$ -generation, totalling 795 plants, has been raised. Crosses between *M. neglecta* and  $F_1$ , resulting in 89 plants, have also been grown.

TABLE 46. *The segregation of the colour of the flowers in  $F_2$  of the cross  $M. neglecta \times silvestris$ , 1925.*

No.	238	239	240	241	243	245	246	247	248	249	Total	Ratio pro 16	Stand. error	D/m <sub>(K)</sub>
Violet ...	12	11	19	5	6	17	73	72	117	107	439	10,01	0,300	+ 3,37
Red .....	4	2	7	—	3	6	19	18	15	20	94	2,14	0,236	— 3,64
Whitish	3	2	9	3	2	7	27	33	38	45	169	3,85	0,261	— 0,57

The difference between the flower colour of the parents is great; that of *M. silvestris* is red violet and that of *M. neglecta* whitish, both with darker stripes.  $F_1$  is red violet, although lighter than *M. silvestris*, and with dark stripes. Segregation takes place in  $F_2$  in dark coloured and whitish (of the same shading as in *M. neglecta*) in the ratio 533 : 169, or 3,04 : 0,96 pro 4, with  $D/m_{(K)} = 0,62$ . In the cross *M. neglecta*  $\times F_1$  the ratio is 35 : 54, or 0,79 : 1,21 pro 2, with  $D/m_{(K)} = 1,98$ . Consequently, the difference between dark coloured and whitish is due to one factor, *R*. The dark coloured type, however, was not uniform; some plants had the same colour as *M. silvestris* or  $F_1$ , other plants had a more pure red colour. These types could be distinguished from one another only with difficulty, while the classification of the dark coloured and the whitish was easily done. An attempt to classify the variation of the dark coloured types, demonstrated in table 46, was made in  $F_2$ . The violet colour seems to be due to still another factor, *V*, epistatic on the ground factor *R*. The correspondence between the theoretical and the observed values, however, is poor; the number of red plants is too small, which depends on modifications, or upon erroneous classification. Several types were rather pale red coloured, and these types could be easily mistaken for the heterozygote-violet type.

An investigation of the segregation of the size of the flowers is impaired by difficulties with regard to the comparison of  $F_2$  with the parents. *M. neglecta* is usually available already the first year, provided that the measurements are not made so late, that the plants have become too much damaged by *Malva*-rust; in some years the attacks of this fungus are very serious. *M. silvestris*, on the contrary, develops only very few flowers during the first year. A comparison with two years old *M. silvestris*-plants, which flower rather early, can not be considered valid, as the flowers become decidedly smaller in the second year.

In table 47 the variation of the size of the flower is presented; the values refer to the largest flower. »*Silv.* II» and » $F_1$  II» refer to



TABLE 47. *The variation in the size of the flower in  $F_2$  of the cross  $M. neglecta \times silvestris$ , 1925.*

Flower size in mm.	10	11,5	13	14,5	16	17,5	19	20,5	22	23,5	25	26,5	Mean	
<i>Silv.</i> II	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	5	3	2	24,7
<i>F</i> <sub>1</sub> II	—	—	—	—	—	—	4	10	12	4	—	—	—	20,8
<i>Silv.</i> I	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	25,8
<i>Negl.</i> I	7	18	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10,8
<i>F</i> <sub>2</sub>	—	18	51	53	81	120	95	61	33	22	4	2	—	16,1
<i>Negl.</i> × <i>F</i> <sub>1</sub>	4	10	15	12	8	5	—	—	—	—	—	—	—	12,8

the two years old cultures, »*Silv.* I», »*Negl.* I»,  $F_2$  and »*Negl.*  $\times$   $F_1$ » to the first year's cultures. The larger flowers of *M. silvestris* show the usual degree of prevalence in  $F_1$ . The variation in  $F_2$  is continuous, a fact also brought out by fig. 29, pag. 314. Some plants with flowers of about the same size as in *M. silvestris* have been obtained, as well as plants of about the same size of the flowers as in *M. neglecta*. These small-flowered types may have been called forth by a serious attack of *Malva*-rust, which causes a reduction in the size of the flower. Transgressions have not been found. The size of the flower in the cross *M. neglecta*  $\times$   $F_1$  is decidedly smaller, and several plants with flowers of the same size as in *M. neglecta* were obtained. The segregation is evidently due to several factors.

TABLE 48. *The position of the first flower in  $F_2$  of the cross  $M. neglecta \times silvestris$ , 1925.*

No.	238	239	240	241	243	245	246	247	248	249	Total
Rosette-stage.....	6	12	18	5	8	21	69	81	102	120	442
High.....	12	4	17	3	4	9	48	42	67	54	260

The first flower in *M. neglecta* develops in the rosette-stage; in *M. silvestris* not until the shooting of the stem sets in. Rosette-stage flowering showed also here dominance, and  $F_2$  gave 442 »rosette-stage» plants and 260 »high» plants, or 2,52 : 1,48 pro 4, with  $m_{(K)} = 0,0196$ , and  $D/m_{(K)} = 24,5$ . This value shows but poor correspondence with that of a monohybrid segregation. The observed ratio pro 16 becomes 10,07 : 5,83, with  $m_{(K)} = 0,300$ , and  $D/m_{(K)} = 3,43$ , which value better corres-

ponds with a 9 : 7 segregation, although the number of »high» plants is too small.  $F_3$  will probably give more reliable informations as to the genetics of this segregation. The cross  $M. neglecta \times F_1$  does not contribute to its understanding, as this was a cross between the dominating and the heterozygote-types; all plants belonged to the »rosette-stage» type, as would be expected.

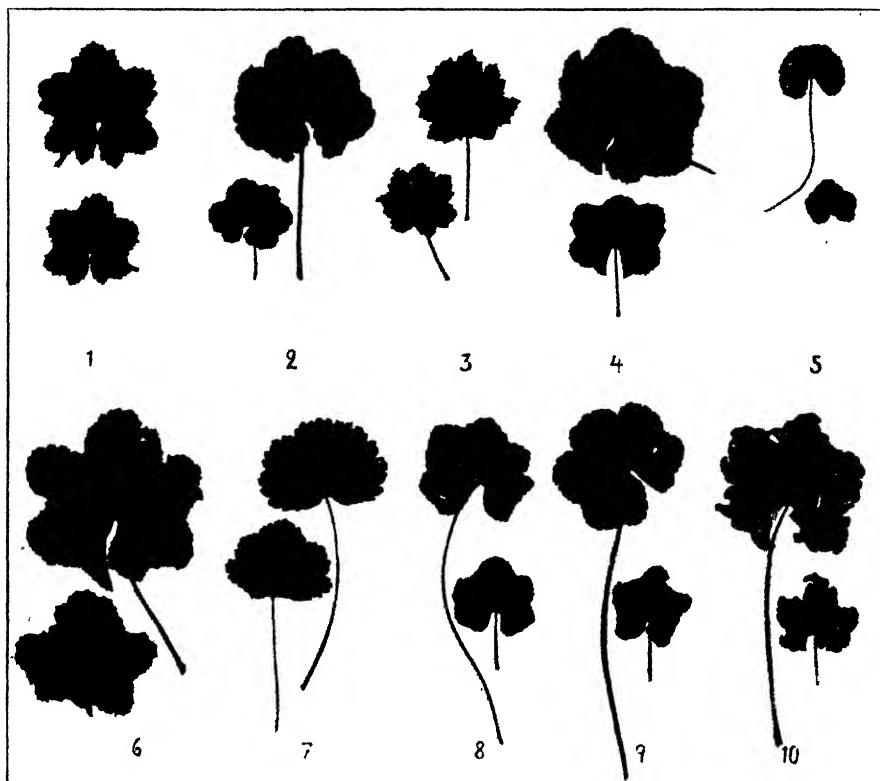


Fig. 30. Leaves in the cross  $M. (crispa \times neglecta) \times neglecta$ .

The hairiness is a very important characteristic from a systematical point of view. This character shows segregation in hairy types (as in *M. neglecta*), and glabrous (as in *M. silvestris*), with dominance of the former. The variation is seen in table 49. The observed ratio is 355 hairy : 208 glabrous, or 2,52 : 1,48 pro 4, with  $m_{(K)} = 0,073$ , and  $D/m_{(K)} = 6,58$ , thus a very poor correspondence with the monohybrid ratio. Pro 16 the ratio becomes 10,09 : 5,91, with  $m_{(K)} = 0,335$ , and  $D/m_{(K)} = 3,25$ . Probably this ratio indicates a 9 : 7 segregation.

TABLE 49. *The segregation of the hairiness in F<sub>2</sub> of the cross M. neglecta × silvestris, 1925.*

No.	238	239	240	241	243	245	246	247	248	249	Total
Hairy .....	10	8	17	5	7	9	57	74	97	71	355
Glabrous.....	5	3	10	3	3	13	44	37	34	56	208

*M. neglecta* is described as intermediate in earliness. When sown in spring it begins to flower in the latter part of June or in the first part of July. The line of *M. silvestris* used in the crossing experiments is very late; in the first year flowers do not develop until September. *F<sub>1</sub>* flowers somewhat later than *M. neglecta*. In the second year the difference between these types is considerably less. Two years old *M. silvestris*, for instance, flowered in 1925 only one week later than *F<sub>1</sub>*, which had begun to flower already in the middle of June. Only one plant of *M. neglecta* survived the winter, and this plant seemed to be somewhat earlier than the *F<sub>1</sub>*-plants.

TABLE 50. *The variation of the earliness in F<sub>2</sub> of the cross M. neglecta × silvestris 1925.*

	7.7	7.10	7.13	7.16	7.19	7.22	7.25	7.31	8.3	8.7	8.11	8.15	8.19	8.23	8.29	9.2	9.8	9.15	9.22
<i>Neglecta</i> ...	1	15	50	15	27	4	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Silvestris</i> ...	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—
<i>F<sub>1</sub></i>	1	2	5	24	41	67	108	169	26	77	97	81	38	23	19	—	4	3	1
<i>Negl. × F<sub>1</sub></i>	—	3	18	19	17	10	14	6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

The development of the first flower was used as measure of the earliness, and notes were taken in July every 3rd day and in August about every 4th day. The height of the stem as a measure of earliness was considered inaccurate on account of the very different size of the stem in the parent species. As seen in table 50 all *M. neglecta*-plants had already developed flowers at the end of July. In *M. silvestris* only one single flower was seen during the whole summer, viz. in the beginning of September. In *F<sub>2</sub>* the variation is continuous between the parents. The curve of variation is not smooth, which probably depends on variations in the temperature during the summer. Transgressions in earliness were not found. A considerable number of

plants, totalling 231, did not flower at all, as was also the case with most plants of *M. silvestris*, as said before. Several  $F_2$ -plants, curiously enough, flowered later than *M. silvestris*, probably on account of the great demand for light required by this species (a fact often established as regards indoor cultures, which often do not flower at all). The cross between *M. neglecta* and  $F_1$  is slightly later than *M. neglecta*. The segregation points to the conclusion that the difference in earliness is due to several factors.

Another segregation of some systematical interest was also observed, viz. that of the chlorophyll colour. There is no distinct difference between the parents but, nevertheless, a rather great variation occurs in  $F_2$ , viz. between types resembling the parents and a pale green type of almost *chlorina*-character. The height of the plants and the growth-form showed also important variations. It was found quite impossible to examine the number of the carpels, the shape of the carpel margin and the rugosity as the fruits were destroyed by *Malva*-rust.

#### b. THE RELATIONSHIP OF *M. NEGLECTA* AND *M. SILVESTRIS*.

These species are morphologically very well-defined as to the organs of reproduction, as well as to the vegetative parts. An attempt to compare the degree of relationship between these species on the one hand, and that between *M. neglecta* and the species hitherto detailed, on the other, would seem to result in the opinion that the relationship is far more distant in the former case.

The nature of the segregation studied favours strongly the opinion that these species are well-founded and well-defined. Whether or not *M. neglecta*, from a genetical point of view, should be regarded as closer related to *M. silvestris* than to the species already dealt with is not easily settled, especially since crosses between these species and *M. silvestris* have not yet been made. An examination of the habitus of the  $F_2$ -segregates showed that most of these were intermediate. Types to be classified as *M. neglecta* were altogether absent. A number of the large-flowering types resembled more or less *M. silvestris* or, to be more correct, varieties of this species described in the floristic handbooks. The behaviour of the present cross, on account of the intermediate variation, resembled much the cross *M. neglecta*  $\times$  *oxyloba*. I am inclined to think that *M. neglecta* is an intermediate type with almost the same relationship to *M. silvestris* as to *M. oxyloba*.

*parviflora*. This opinion, however, must be verified by crossings between *M. silvestris* and this latter species.

This interesting hybrid seems to have been found in nature. In ROUY's *Flore de France* (1897), for instance, it is described as  $\times M. decipiens$  CHATEN = *M. rotundifolia*  $\times$  *silvestris* (*M. rotundifolia* is here used synonymously with *M. neglecta*). The diagnosis given shows good correspondence with the  $F_1$ -generation here detailed. Segregates of  $F_2$  (or of later generations) have also been found, but these have

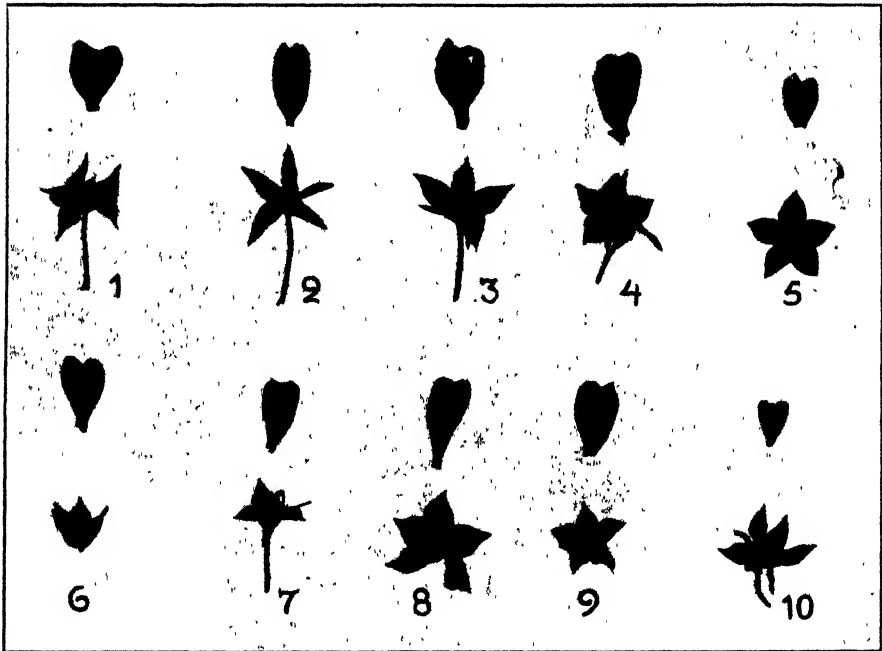


Fig. 31. Calyx of the cross *M. (crispa*  $\times$  *neglecta*)  $\times$  *neglecta*.

not been recognized as hybrids; they have been regarded as varieties and sub-species of *M. silvestris*. Not less than 11 varieties of this species have been described in *Flore de France*. Plants wholly matching the description of most of these varieties have been obtained in  $F_2$  of the cross *M. neglecta*  $\times$  *silvestris*. The varieties *latiloba*, *angustiloba* and *dasiocarpa* have leaves of a pale green colour resembling that of several  $F_2$ -segregates. The carpels of the latter variety, moreover, are hairy; this fact alone indicates its hybridogenous origin. A characteristic, which distinguishes these varieties, is the hairiness. The variation of this characteristic in  $F_2$  allows all

these hairy types to be formed. Small-flowering types, for instance var. *parviflora*, are also abundantly found in  $F_2$ . On account of the occurrence of most of these varieties or sub-species in the  $F_2$  of this cross their interpretation as segregates from crosses between *M. neglecta* and *M. silvestris* seems necessary.

#### 9. DIAGNOSES OF SPECIES, II.

***M. crispa* L.** Stem and branches erect (Fig. 5, pag. 252), smooth, about 1,5 m. high. Leaves highly crisp (Fig. 9, 6, pag. 266), rather light green; lobes angulate. First flower developed upon the shooting of the stem. Epicalyx narrow, lanceolate,  $\frac{1}{2}$ — $\frac{2}{3}$  of the length of the sepals. Sepals pointed, angulate; margin plain with scanty, forwards-directed hairs, somewhat accrescent and enclosing the fruits (Fig. 10, 6, pag. 270). Petals light red, about 10 mm. long (Fig. 11, 6, pag. 272),  $1\frac{1}{2}$  of the length of the calyx. Fruit-stalks very short, erect or bent outwards (Fig. 8, 2, pag. 261). Sterile centre about 40 % of the diameter of the fruit. Carpels 10 with plain margin, somewhat rugose, glabrous. Plant early flowering, annual.

Three lines have been in culture. One descends from a herbarium specimen, collected in 1812, the other two from plants cultivated in the Lund Botanical Garden. The first mentioned and one of the other lines, used in the crossing experiments, are lighter in colour than the third line.

***M. pulchella* BERNH.** Stem and branches erect (Fig. 6, pag. 253), smooth, about 1,5 m. high. Leaves plain, crenate, rather dark green, angulate (Fig. 9, 7, pag. 266). First flower developed upon the shooting of the stem. Epicalyx pointed, lanceolate,  $\frac{1}{2}$ — $\frac{2}{3}$  of the length of the sepals. Sepals pointed, angulate; margin plain with scanty, forwards-directed hairs, somewhat accrescent and enclosing the fruits (Fig. 10, 7, pag. 270). Petals light red, about 10 mm. long (Fig. 11, 7, pag. 272),  $1\frac{1}{2}$  of the length of the calyx. Fruit-stalks very short, erect or bent outwards (Fig. 8, 3, pag. 261). Sterile centre about 40 % of the diameter of the fruit. Carpels 10, with plain margin, somewhat rugose, glabrous. Plant early flowering, annual.

Two lines of this species have been in culture, both descending from plants cultivated in the Lund Botanical Garden. Line *M. pulchella* I corresponds wholly with the diagnosis given above. Line *M. pulchella* II has smaller and more light green leaves and longer petioles in relation to the blade. The petioles are usually rather short in *M. crispa*

and *M. pulchella* I. The number of flowers in each leaf axil, further, is greater in *M. pulchella* II than in *M. crispa* and *M. pulchella* I, which latter forms are identical with regard to this characteristic.

From the description of these species it may be gathered that the main difference lies in the character of the leaf margin. The colour of the leaves is less important. The light green colour, usually found in *M. crispa*, has probably no specific value as one of my lines of this species is almost normally green. Moreover, one of the lines of *M. pulchella* is rather light green. The size of the leaves is another distinguishing character. The leaves are distinctly larger in *M. crispa*.

#### 10. MALVA CRISPA $\times$ PULCHELLA.

*M. crispa*  $\times$  *pulchella*. Leaves rather dark green, crisp. In all other characteristics, inclusively the fertility, the hybrid resembled the two parent species.

Thus the hybrid differs from *M. pulchella* in having crisp leaves, from *M. crispa* in having darker leaves. As regards other characteristics the hybrid resembled the parent species. The crispness of the leaves of the hybrid, however, is less pronounced, than in *M. crispa*, and the leaves are somewhat smaller. The differences are easily seen when plots of both are grown side by side; when separate leaves are compared the distinction becomes uncertain. Thus the dominance of the crispness resembles that of the *oxyloba*-serration. The fertility of the hybrid is as good as that of the parents; about 95 % of the pollen grains and ovules seem to be well-developed.

Both lines of *M. pulchella* were used in the crossing experiments. The hybrid with line II was more light green in colour than that with line I, and the whole plant was more slender on account of the smaller leaves and the relatively longer petioles. The number of flowers in the leaf axils was also larger in line II.

##### a. THE $F_2$ - AND $F_1$ -GENERATIONS.

The variation in  $F_2$  is discontinuous as regards the species characteristic, viz. the crispness of the leaves. Plants with plain leaves are always easily distinguished from those with crisp leaves. The crispness, however, shows rather great variation. Some plants resembled *M. crispa*, other resembled the  $F_1$ -generation. The variation is seen in table 51, which refers to the cross *M. crispa*  $\times$  *pulchella* I. The cross with *M. pulchella* II gave the same results.

TABLE 51. *The variation of the crispness of the leaves in F<sub>2</sub> of the cross M. crisa × pulchella, 1923.*

Cultivated in year	1923			1924				Total	Ratio pro 4	Standard error m <sub>(K)</sub>	D/m <sub>(K)</sub>
Field No.	144	145	147	109	110	111	116				
Crisp .....	8	61	10	184	90	147	148	648	2,986	0,059	0,24
Plain .....	1	15	1	77	35	50	41	220	1,014		

As shown in table 51 the variation evidently is monohybrid. On account of modifications it is not possible to distinguish the crisp homozygotes from the heterozygotes with certainty. The assumption of monohybrid segregation is verified by the variation in  $F_3$  demonstrated in tables 52 and 53.

TABLE 52. *The variation of the crispness of the leaves in F<sub>3</sub> of the cross M. crisa × pulchella, 1924.*

Field No.	Crisp	Plain	Field No.	Crisp	Plain	Field No.	Crisp	Plain
153	17	—	162	21	3	184	17	4
164	8	—	166	11	7	150	—	20
165	14	—	167	19	3	151	—	12
172	22	—	168	10	2	156	—	14
173	14	—	169	14	10	157	—	12
174	12	—	171	7	1	158	—	8
152	12	7	176	22	9	160	—	29
154	4	2	178	4	5	161	—	11
155	15	3	181	3	1	177	—	11
159	12	2	182	8	4	179	—	24

As regards  $F_2$  the statistical correspondence between the observed ratios and the theoretical is satisfactory. The observed ratio of crisp: plain during 1923 and 1924 is 648 : 220, or 2,986 : 1,014 pro 4. Deviation: standard error then becomes 0,24. All  $F_2$ -plants with plain leaf margin bred true in  $F_3$ . 27 lines of this type, totalling 792 plants, have been in culture. 25 lines of the crisp type, totalling 761 plants, were constant, and 35 lines showed segregation in crisp and plain types. The observed ratio of constant: segregating lines then becomes



TABLE 53. *The variation of the crispness of the leaves in F<sub>2</sub> of the cross M. crispa × pulchella, 1925.*

Field no.	Crisp	Plain	Field no.	Crisp	Plain	Field no.	Crisp	Plain
453	26	—	457	25	9	510	39	15
454	23	—	458	30	12	459	—	43
455	32	—	465	27	10	461	—	31
456	37	—	467	22	8	462	—	38
460	36	—	473	17	6	463	—	40
468	46	—	474	24	8	464	—	42
470	24	—	478	30	14	469	—	26
471	45	—	480	20	6	476	—	39
472	41	—	485	28	9	477	—	37
475	39	(1)	487	27	9	479	—	41
482	30	—	488	22	15	481	—	21
483	29	—	489	27	12	484	—	35
486	47	—	490	32	12	494	—	41
491	41	—	493	29	8	495	—	39
492	44	(1)	498	30	8	497	—	28
496	25	—	506	29	7	499	—	46
500	35	—	507	27	7	503	—	31
501	33	—	508	26	14	504	—	34
502	41	—	509	32	17	505	—	39

TABLE 54. *The length of the leaves in F<sub>2</sub> of the cross M. crispa × pulchella, 1924.*

Length of leaves in cm.	6	7	8	9	10	11	12	13	14	Mean M	Standard error m(M)	
<i>M. crispa</i> .....	—	—	--	—	4	3	22	70	33	2	12.48	0.079
<i>M. pulchella</i>	1	11	39	43	21	10	2	—	—	—	8.37	0.102
<i>F<sub>2</sub></i> crisp .....	—	—	4	22	34	40	20	16	1	2	10.31	0.120
<i>F<sub>2</sub></i> plain .....	—	5	10	10	6	6	4	—	—	—	8.74	0.232

1.25 : 1.75. The theoretical ratio is  $1 : 2 \pm 0.183$ , and  $D/m_{(K)} = 1.37$ . The segregating crisp type shows segregation in crisp : plain in the ratio 722 : 269, thus 2.914 : 1.086 pro 4, with  $D/m_{(K)} = 1.56$ . The number of plain plants is obviously somewhat too high.

From what is recorded above it may be concluded that the crispness character of the leaf margin is due to one single Mendelian factor, *C*.

When making comparisons between *M. crispa* and *M. pulchella*



Fig. 32.  $F_1$ -plants of the crosses *M. silvestris*  $\times$  *pulchella* and of *M. crispa*  $\times$  *silvestris*.

it was pointed out that the leaves of the former species were larger than those of the latter. When examining the  $F_2$ -generation a mere estimation showed that the crisp  $F_2$ -plants had larger leaves than the plain. Measurements of the length of the leaves were therefore made.

TABLE 55. *The variation of the length of the leaves*

Field no.	Type	Length of leaves in cm.																	Mean <i>M</i>
		6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19				
451	<i>M. crispa</i>	—	—	—	—	—	—	—	4	4	6	7	1	—	—	—	14.36		
452	<i>M. pulchella</i>	—	—	1	9	8	4	6	1	1	—	—	—	—	—	—	9.90		
453	crisp	—	—	—	—	7	6	2	2	—	3	—	—	—	—	—	11.05		
454	»	—	—	1	1	2	3	6	4	3	1	1	—	—	—	—	11.64		
455	»	—	—	1	—	2	6	9	7	1	2	1	—	—	—	—	11.67		
456	»	—	—	—	—	1	2	3	6	5	4	3	3	—	—	—	13.39		
460	»	—	—	1	3	5	5	4	6	2	3	—	—	—	—	—	12.19		
471	»	1	—	7	11	5	4	—	5	2	—	—	—	—	—	—	9.44		
472	»	—	—	—	1	—	7	4	5	4	2	2	—	—	—	—	12.18		
475	»	—	—	3	1	6	7	5	7	4	4	—	1	—	—	—	11.46		
482	»	—	—	—	—	—	4	1	4	13	3	—	1	—	—	—	13.04		
483	»	—	—	2	3	14	3	2	2	—	—	—	—	—	—	—	9.73		
486	»	—	—	4	8	20	6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	9.24		
496	»	—	—	—	2	8	2	2	2	1	1	—	—	—	—	—	10.86		
500	»	—	—	—	—	1	8	6	7	3	1	2	—	—	—	—	12.00		
501	»	—	—	—	4	2	12	5	5	2	—	—	—	—	—	—	10.87		
502	»	—	—	3	10	11	9	2	2	—	—	—	—	—	—	—	9.57		
459	plain	—	1	—	2	11	8	5	7	4	1	2	—	—	—	—	11.13		
461	»	—	—	—	—	1	1	4	7	4	6	3	3	—	—	—	13.47		
462	»	—	—	—	3	4	5	6	6	2	1	—	—	—	—	—	11.17		
403	»	—	1	8	6	—	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	8.33		
464	»	—	7	8	5	10	6	1	1	—	—	—	—	—	—	—	8.64		
469	»	—	—	—	—	3	4	1	7	3	2	3	1	—	—	—	12.58		
476	»	—	3	7	8	2	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	8.12		
477	»	—	1	2	6	11	2	3	—	1	—	—	—	—	—	—	9.46		
479	»	—	—	12	7	4	6	5	—	—	—	—	—	—	—	—	9.06		
481	»	—	—	—	2	2	7	3	3	2	—	—	—	—	—	—	10.97		
484	»	—	—	1	10	3	7	2	2	1	1	1	—	—	—	—	10.21		
495	»	—	—	1	6	5	10	6	5	4	1	1	—	—	—	—	10.21		
497	»	—	—	—	—	3	3	4	3	2	4	1	1	—	—	—	12.06		
499	»	—	—	—	—	1	4	6	8	10	11	4	—	—	—	—	13.11		
503	»	—	—	—	3	5	1	11	3	3	1	—	1	—	—	—	11.39		
504	»	—	—	3	5	3	9	5	3	1	—	—	1	—	—	—	11.43		
505	»	—	—	—	2	4	14	9	5	—	—	—	—	—	—	—	10.82		
Total constant crisp <i>F</i> <sub>2</sub> .....		1	—	22	44	84	84	51	64	40	24	9	5	—	—	—	11.03		
Total constant plain <i>F</i> <sub>2</sub> .....		—	13	42	65	72	89	73	60	37	28	15	7	—	—	—	10.81		

in  $F_3$  of the cross *M. crispa*  $\times$  *pulchella*, 1925.

Field no.	Type	Length of leaves in cm.																	Mean <i>M</i>
		6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19				
465	crisp	—	—	4	4	3	7	3	—	1	—	—	—	—	—	—	—	9,73	
»	plain	—	—	7	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	8,10	
470	crisp	—	2	3	2	5	3	3	2	1	2	1	1	—	—	—	—	10,62	
»	plain	—	1	5	2	—	2	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—	8,92	
473	crisp	—	—	—	3	1	4	2	1	2	—	2	3	—	—	—	—	12,22	
»	plain	—	—	1	—	—	—	—	3	—	—	1	—	—	—	—	—	12,10	
474	crisp	—	—	2	2	3	3	2	4	1	3	1	2	—	—	—	—	11,85	
»	plain	—	—	—	2	1	1	3	1	—	—	—	—	—	—	—	—	10,50	
478	crisp	—	1	3	10	6	4	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	10,12	
»	plain	—	2	6	5	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7,86	
480	crisp	—	—	—	—	1	1	—	3	1	2	2	4	—	3	1	—	15,11	
»	plain	—	—	—	—	2	—	1	—	1	1	—	1	—	—	—	—	12,50	
485	crisp	—	—	—	7	4	8	2	3	—	3	1	—	—	—	—	—	10,75	
»	plain	—	—	1	4	1	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	9,50	
487	crisp	—	—	2	1	5	4	1	4	2	1	1	2	—	—	—	—	11,50	
»	plain	—	—	—	1	2	1	2	2	1	—	—	—	—	—	—	—	11,06	
488	crisp	—	—	—	3	3	9	4	1	1	—	—	—	—	—	—	—	10,50	
»	plain	—	—	1	4	5	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	9,43	
489	crisp	—	—	3	8	5	1	3	2	1	1	—	—	—	—	—	—	9,83	
»	plain	—	3	2	3	3	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	8,25	
490	crisp	—	1	4	8	5	1	3	2	1	—	—	—	—	—	—	—	9,42	
»	plain	—	3	1	3	3	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	8,50	
498	crisp	—	1	2	5	6	11	1	1	3	—	—	—	—	—	—	—	10,03	
»	plain	—	—	1	2	2	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	9,50	
506	crisp	—	—	—	—	—	2	1	5	6	4	7	2	—	1	—	—	14,07	
»	plain	—	—	—	—	—	2	—	1	1	1	2	—	—	—	—	—	13,21	
507	crisp	—	—	—	—	—	—	2	5	4	4	8	2	1	—	—	—	14,31	
»	plain	—	—	—	—	1	1	1	1	—	2	—	—	—	—	—	—	12,17	
508	crisp	—	—	2	8	5	7	3	—	1	—	—	—	—	—	—	—	9,69	
»	plain	—	—	5	3	3	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	8,93	
509	crisp	—	—	7	15	8	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	8,66	
»	plain	—	3	10	3	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7,62	
510	crisp	—	2	7	10	4	4	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	8,87	
»	plain	1	3	7	3	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7,57	
Total segregating <i>F</i> <sub>3</sub>	crisp	—	7	39	86	64	71	33	35	25	20	23	16	1	4	1	—	10,82	
	plain	1	15	47	36	26	21	11	10	3	5	3	1	—	—	—	—	9,25	

As it was found impossible to measure all the leaves the longest of the lowermost leaves was selected and measured. The values obtained are thus no real means, but, nevertheless, they may give a picture of the variation of the size of the leaves in  $F_2$ .

In table 54 the variation of the length of the leaves is tabulated. In *M. crispa* the average length is 12,<sub>48</sub>, in *M. pulchella* 8,<sub>37</sub>. The differences =  $3,11 \pm 0,129$ , and  $D/m_{(D)} = 24,19$ . The mean of the crisp  $F_2$ -plants is 10,<sub>31</sub> and of the plain  $F_2$ -plants 8,<sub>74</sub>. Thus a difference =  $1,57 \pm 0,261$ , with  $D/m_{(D)} = 6,02$ . A distinct correlation is thus present: the crisp leaves are on an average larger than the plain.

The question now becomes of interest whether the correlation is alone due to a pleiotropical effect of the *crispa*-factor, or whether other factors for the size of the leaf are present. A comparison between the means of *M. crispa* and the crisp  $F_2$ -types, and between the means of *M. pulchella* and the plain  $F_2$ -plants might settle the question. The difference between *M. crispa* and the crisp  $F_2$  is  $2,19 \pm 0,144$ , with  $D/m_{(D)} = 15,21$ . The difference between *M. pulchella* and the plain  $F_2$  is  $0,37 \pm 0,253$  with  $D/m_{(D)} = 1,46$ . In the last case the correspondence of the two means is as good as may be expected with so small a number of individuals. Thus the values obtained seem to indicate that the variation is due to the *crispa*-factor only. There is a considerable difference between the means of *M. crispa* and the crisp  $F_2$ -types; it is not less than about 15 times its standard error. The cause of this fact may be the imperfect dominance of the *crispa*-factor. The leaves of the  $F_1$ -plants are somewhat smaller than those of *M. crispa*. Unfortunately the hybrid was wilted when the measurements were made. However, as the number of plants in  $F_2$  was rather small I thought it best to extend the measurements to  $F_3$ . The result is tabulated in table 55.

A glance at the  $F_3$ -generation immediately shows the incorrectness of the assumption of a pleiotropical effect of the *crispa*-factor as the single cause of the larger leaves in *M. crispa*. Two families of constant crisp type, growing side by side, showed often so great differences as to leaf size that they were visible far off. The existence of separate factors for leaf size must therefore be assumed.

The correlation found in  $F_2$  may be due to a pleiotropical effect of the *crispa*-factor, or to coupling between this factor and one or several factors for leaf size. If the first presumption is the correct one the values of the crisp  $F_3$ -lines must be greater than those of the plain. It is at once seen that this scarcely accords with the facts set

forth in table 55. The mean of the constant crisp  $F_3$ -lines is 11.03, that of the plain 10.81. The difference is  $0.22 \pm 0.142$ , and  $D/m_{(D)} = 1.55$ . The difference is thus statistically insignificant. Moreover, a comparison between the crisp and the plain lines does not indicate any true difference. The maximum average of the former type, viz. 13.39, is about the same as that of the latter, i. e. 13.47. The minima in respective types are 9.21 and 8.12. The difference = 1.12, and  $D/m_{(D)} = 3.71$ , a value statisti-



Fig. 33. 1) *M. moschata*, 2) *M. Alcea*  $\times$  *moschata*,  $F_1$ .

cally insecure. It is true, in the segregating  $F_3$ -lines the leaves of the crisp types are always larger than those of the plain, but the differences are often very inconsiderable, for instance in lines nos. 473 and 487. A statistical comparison between these types might be futile, as the number of individuals in each line is too small. The facts recorded in the above may indicate a coupling between the *crispa*-factor and factors for leaf size. Some segregating  $F_3$ -lines should in this case be expected to have plain leaves of larger size than those of the crisp. However, the number of  $F_3$ -lines was apparently

too small for the realizing of this type. Therefore it must be regarded as an open question whether the correlation between crispness and leaf size is due to a pleiotropical effect of the *crispa*-factor, or whether it is due to linkage between this factor and the factors for leaf size.

#### b. THE SYSTEMATICAL CLASSIFICATION OF *M. CRISPA* AND *M. PULCHELLA*.

As is pointed out in the above the only differences between these species, which I was able to find, are seen in the crispness, in the colour, and in the size of the leaves. The differences with regard to the two latter characteristics, which were seen only if the species were grown side by side, must be considered non-specific. The crispness then remains as the only species characteristic. It is evident, however, that a difference in one single character is a poor argument for the maintaining of two types as species. From a morphological point of view it would be most correct to unite these species into one.

The genetical analysis strengthens this opinion. The segregation of the species characteristic, the crispness, is clearly monohybrid, and the size of the leaves shows correlation with the crispness. Whether or not the same holds true with regard to the colour of the leaves nothing can be said at present. All plain  $F_2$ -types, however, were rather dark green, and all constant crisped  $F_2$ -lines were lighter than these on an average. This fact indicates the presence of such a correlation. In any case, all plants having the factor *C* would be called *M. crispa* by systematists, and all with *c* would be called *M. pulchella*. It seems therefore impossible to maintain these forms as separate species.

My knowledge of the geographical distribution of these species is rather scanty. *M. pulchella* seems to be the wild type, and it is found in the Bajkal-district of Siberia. *M. crispa* is a cultivated type, probably originating from Syria or some other part of the near Orient.

*M. crispa* was already known to LINNÆUS (1753). In the first edition of his *Genera Plantarum* it was characterized as a variety or subspecies ( $\beta$  *crispa*) of *M. verticillata*; in later editions it was made a separate species. *M. pulchella* was advanced by BERNHARD 1832. *M. crispa* was thus the first known type of the species, and, according to the rules of priority, should give name to the species. However, from a general biological point of view it seems absurd that the name of a monstrous, cultivated type — and *M. crispa* is such a type — should be used as the species name.

11. *MALVA CRISPA* × *NEGLECTA*.

*M. crispa* × *neglecta*. Stem and branches erect (Fig. 22, pag. 297), both with scattered simple and stellate hairs. 1,<sub>5</sub>—2,<sub>35</sub> m. high. Leaves highly crisp, crenate with angulate lobes. (Fig. 26, 6, pag. 305). First flower developed upon the shooting of the stem. Epicalyx and calyx as in *M. crispa* (Fig. 10, 15, pag. 270), enclosing the fruit. Petals light red, about 10 mm. long (Fig. 10, 15, pag. 272), about 2½ of the length of the calyx. Fruit-stalks very short, erect or bent outwards (Fig. 25, 2, pag. 303). Carpels hairy. »Pollen fertility» about 80 %, almost total sterility in ovules, although now and then a carpel will swell. Early flowering, annual.

As indicated by the photos and the diagnosis the present hybrid resembles *M. crispa* to an amazingly high degree. Indeed, during the first year of culture it was taken for pure *M. crispa* and looked upon as an unsuccessful cross (the reciprocal cross was not made). An examination of the fruits showed its hybrid nature. The main characteristics distinguishing the hybrid from *M. crispa* are the hairiness of the stem, the somewhat larger flowers, and, above all, the sterility. The size of the flower, however, is a rather vague character, and it is almost necessary to have *M. crispa* at hand for comparison. The hybrid resembled this species in all other characteristics.

The inverse dominance of several characteristics is an interesting point. As regards the flower size and the hairiness *M. neglecta* shows prevalence, but not in the usual degree: it should here rather be regarded as a »¼ dominance». The crispness of the leaves shows total dominance. In the previous cross the heterozygotes could be distinguished from the homozygotes without difficulty when growing side by side in plots, but this is not possible in this cross. In the cross *M. neglecta* × *oxyloba-parviflora* the long fruit-stalks of the former species showed prevalence. In this cross, on the contrary, the short ones of *M. crispa* show prevalence. It should be mentioned, however, that now and then rather long fruit-stalks occur (see fig. 25, 2), a condition sometimes also found in *M. crispa*. The growth-form is also a case in point. In *M. neglecta* × *silvestris* the almost prostrate type prevailed, but in this cross the erect branches of *M. crispa* show perfect dominance. The position of the first flower behaves similarly.

*M. crispa*, on the whole, shows a very high degree of dominance. A characteristic of important systematical value, viz. the shape of the



sterile centre, should also be mentioned in this connection. In *M. crisper* and *M. pulchella* the centre is conical when the fruits are well-developed but not yet ripe; *M. neglecta* and the rest of species, discussed together with the former, have a plain or somewhat concave centre. The conical centre shows dominance.

Similar cases of inverse dominance are known before, for instance in *Oenothera* (HERIBERT-NILSSON 1912), where the large flowers of *O. gigas* dominate the smaller flowers of *O. Lamarckiana*. The still smaller flowers of *O. biennis* dominate the larger of the latter species. A quite analogous case is recorded in *Viola* by the present writer (1923 b). These cases of inverse dominance are probably due to the presence of inhibiting length-factors in the types with the smallest flowers. In the cross *M. crisper*  $\times$  *M. neglecta* the case may be another. However, it has not been possible to establish the genetical basis of the reversed dominance on account of the almost total sterility of the hybrid.

As seen from the diagnosis the fertility of the pollen is about 80 %, while the ovules are almost sterile. About 250 crosses between *M. (neglecta*  $\times$  *silvestris*)  $\times$  *M. neglecta* were made in 1922 and 1923 resulting in scarcely 30 seeds. If the normal number of seeds is 10 the result of these crossing experiments indicate a fertility of about 1 %. This value is probably somewhat too small, as the fruit-stalks often wilt causing the fruits to fall off when only one carpel has been developed. A count of the pollen grains resulted in the above mentioned 80 % fertility, which means the percentage of apparently well-developed pollen grains. The other 20 % were light and small and, evidently, of no use in fertilization. That the apparently well-developed pollen grains also are worthless has been manifested by means of crossings. When the fruits fell off without developing any seeds the pollen was examined and, the percentage of good pollen being seemingly high, the hybrid was used as male parent in crossings with *M. neglecta*. This species was used mainly because of its large flowers, which made castration more easy than in *M. crisper*. The result of the crossings was equal to nought. Another indication of the correctness of the assumption of total pollen sterility is the inability of the  $F_1$ -plants, when flowering indoors and left to selfing, to develop any seeds.

That pollen may be seemingly well-developed but, nevertheless, worthless in fertilization has been observed several times. DORSEY (1915) records such a case in grapes, and the same has been found in wheat, according to the investigations of WATKINS (1925) and

SAX (1923), and in *Nicotiana* (EAST 1921). Similar cases will no doubt be found in other plant hybrids when sufficiently studied.

It must thus be considered a well-established fact that the pollen grains of this hybrid are incapable of bringing about fertilization. The largest ones, however, are not empty as in the case of the small grains (some of the large grains are, as a fact, light and have become classed among the poor pollen grains). When these pollen grains are put into water they burst, and the contents exude. Moreover, I am under the impression that the grains really germinate on the stigmas. When counting the pollen grains protuberances, resembling remains of pollen tubes torn off from the grains, were observed. Another fact indicating the correctness of this idea is the swelling up of one or two carpels of the fruit, which often occurs. Investigated when apparently ripe they constantly proved to contain empty seed coats. I have examined hundreds of these seeds, but I have never found any full-grown embryos. Fertilization has probably taken place in some cases but the embryo has ceased growing in an early stage. The fact that the carpels of castrated but unpollinated flowers do not swell argues also in favour of the idea stated above. The poor correspondence between the morphological exterior and the physiological quality of the pollen of this hybrid illustrates in an interesting way the false conclusions as to the hybrid or non-hybrid nature of a plant, which may result, when the outer character of the pollen is exclusively relied upon.

Vegetatively this hybrid was very vigorous. In 1924 the mean of the height of *M. neglecta* was 0.61 m., that of *M. crispa* 1.48 m., and that of  $F_1$  2.28 m. The tallest  $F_1$ -plant was not less than 2.35 m. high. As regards the size of the plants the present hybrid differs from those hitherto dealt with, which never surpassed the size of the parents.

a. *M. (CRISPA*  $\times$  *NEGLECTA*)  $\times$  *NEGLECTA*.

This back-cross was grown in 1923 and in 1925. In 1923 most of the plants were planted rather late, and observations were made only in the rosette-stage. In 1925 the generation was very well-developed (totalling 21 plants), and it was closely investigated that year. Any great differences between these cultures were not observed.

The variation was enormously great with transgression in almost all characteristics. As the number of plants was small the results are not tabulated. 13 plants were crisp and 8 were plain; the theoretical value is most likely 1 : 1. The crispness, however, was very trans-

gressive in some cases; enormously curled types, resembling Kale, were obtained. Intensifying crispness factors were probably present in these cases. The light red and the white flower colour segregated in the ratio 14 : 7, probably following the 1 : 1 ratio. The same ratio (14 : 7) was obtained as to the characteristics striped and non-striped petals examined only in this cross ( $F_1$  had dark stripes). The following combinations between these characteristics were obtained (the figures indicate the observed number of plants): 6 crisp, red, striped, 3 crisp, red, non-striped, 1 crisp, white, striped, 3 crisp, white, non-striped, 5 plain, red, striped, 0 plain, red, non-striped, 2 plain, white, striped, and 1 plain, white, non-striped. Evidently free combination of these characteristics took place. The absence of plants in the group »plain, red, non-striped» may be due to the small number of plants. 1:1 should be expected of this type.

The size of the flower varied from 8—17 mm., the fruit-stalks from 7—28 mm. and their direction from erect to downward bent. The calyx varied from an open type to a type, which wholly enclosed the fruits. The growth-form of the branches varied from prostrate to erect, the shape of the sterile centre from almost plain to conical. Some plants had angulate leaves as *M. crispa*, other had rounded leaves as *M. neglecta*. An idea of the variation of the length of the petioles and of the shape of the leaves is given in fig. 30, pag. 317. Fig. 31 demonstrates the variation of petals and calyces. All these characteristics seemed to vary independently.

Transgressions were obtained as to most characteristics, as said before. One plant of this cross was the earliest in my cultures; it was even earlier than *M. parviflora* (the earliest species), and types later than *M. neglecta* were also obtained. The number of flowers in each leaf axil was in some plants considerably greater than in the parents, viz. up to 30. Petals and calyces showed also transgressions (see the narrow type in fig. 31, 2). Fig. 30 shows that segregation occurred in serrulate (nos. 1—4) and crenate (nos. 5—10) types, although both parents are crenate. New types of leaves were also obtained (one of these is shown in fig. 30, 7). Another type had the leaves still more fan-shaped. The parents have a small dark red spot at the base of the leaf. In one of the plants of this back-cross the spot had increased so much that it reached half-way up the blade.

This suffices to give an idea of the enormous variation in this cross. A consequence of the abundant transgressions was the occurrence of habitually new types. As regards a few of them — the

crispness of the leaves being left out of question — one or the other of the parents would likely be suspected as the progenitor. However, as regards most of these plants the origin would have been impossible to establish if found in nature. Indeed, some of the plants resembled scarcely *Malva*.

The fertility of this generation was throughout very poor. Most of the plants resembled  $F_1$  in this respect, while some probably had a somewhat increased fertility.

It should be pointed out that all the characteristics showed Mendelian segregation; nothing, in any case, indicated a segregation incompatible with the Mendelian scheme. The frequent occurrence of transgressions does not contradict this assumption. Special attention was of course called to the possible occurrence of constant characteristics, but no such case could be found.

On account of the great morphological differences and, judging from the segregation, on account of still greater differences in the genotypes the relationship between these species must be far more distant than that between the parent species in the crosses hitherto recorded. A more exhaustive discussion of the results of this and the following crosses is put off till the results of the crossings in the Section *Bismalva* have been detailed (see pag. 343).

## 12. MALVA NEGLECTA $\times$ PULCHELLA.

*M. neglecta*  $\times$  *pulchella*. Stem and branches erect (Fig. 23, pag. 298), both with scattered simple and stellate hairs. 1.5—2 m. high. Leaves crenate with angulate lobes (Fig. 26, 7, pag. 305). First flower developed upon the shooting of the stem. Epicalyx and calyx as in *M. pulchella* (Fig. 10, 16, pag. 270), enclosing the fruit. Petals light red, about 10 mm. long (Fig. 11, 16, pag. 272), about  $2\frac{1}{2}$  of the length of the calyx. Fruit-stalks very short, erect or bent outwards (Fig. 25, 3, pag. 303). Carpels hairy. Sterility in ovules almost total, although now and then a carpel swells. Early flowering, annual.

This hybrid resembles *M. pulchella* quite as much as the previous resembled *M. crispa*. The most important characteristics distinguishing the hybrid (besides the sterility) are the hairiness and the size of the flowers; the last character is also in this case rather vague. If the special *crispa*-characteristic is left out of question these hybrids are almost identical in appearance. The hybrid under discussion seems, however, to be somewhat less vigorous. This is probably due to the absence of the *crispa*-factor.

An investigation of the pollen has not been made. It resembles in all likelihood that of *M. crispa*  $\times$  *neglecta*. The fertility of the ovules is just as poor as in this cross.

a. *M. (NEGLECTA*  $\times$  *PULCHELLA)*  $\times$  *PULCHELLA*.

Back-crosses between this hybrid and *M. pulchella* have been made resulting in a generation totalling 11 plants.

The variation is of about the same nature as in the cross *M. (crispa*  $\times$  *neglecta)*  $\times$  *neglecta*, although the segregation did not appear so enormous on account of the absence of the crispness. A contributing cause to this behaviour must be sought in the fact that the back-cross was made with the most dominant parent species. The leaves of both parents are plain, and no crispness was synthesized. The fruit-stalks vary between 6 and 20 mm., their direction varies between erect and downward bent, and the size of the flower between 7 and 16 mm. The calyx varies from a type wholly enclosing the fruit to a type, which is half open (only in one plant). The flower colour varies in different shadings of red to almost white. The growth-form of the branches also shows variation, curiously enough. Two plants have prostrate branches. Transgressions are also found, for instance as regards the number of flowers in the leaf axils. The habitually new types obtained in the case of *M. (crispa*  $\times$  *neglecta)*  $\times$  *neglecta* differed from those in this back-cross because the male parents are very different. Any essential difference between these crosses, however, is not at hand. The fertility has only been cursorily examined, but I am under the impression that it resembles that of the previous back-cross.

The morphological and the genetical relationship between these species is quite as distant as that between *M. crispa* and *M. neglecta*, which does not surprise, as *M. crispa* and *M. pulchella* belong to one and the same species.

13. *MALVA PULCHELLA*  $\times$  *PUSILLA*.

*M. pulchella*  $\times$  *pusilla*. Stem and branches erect, both with scattered stellate and simple hairs, 1.5—2 m. high. Leaves with angulate lobes (Fig. 26, 8, pag. 305). First flower developed upon the shooting of the stem. Epicalyx and calyx almost as in *M. pulchella* (Fig. 10, 17, pag. 270), enclosing the fruits. Petals light red, about 8 mm. long (Fig. 11, 17, pag. 272), about  $1\frac{1}{2}$  of the length of the calyx. Fruit-stalks very short, erect or bent outwards. Carpels hairy. Sterility

in ovules almost total, although now and then a carpel swells. Early flowering, annual.

Only one single plant of this hybrid has been raised; the reciprocal cross has not been made. As regards habitus it is almost a *M. pulchella*; it differs from this species in the hairiness of the stem and of the carpels, and in its sterility. The petioles also are more hairy than in *M. pulchella*, but this characteristic is vague on account of its great modifiability. This character has therefore been excluded from the diagnosis. The sterility in the ovules is also here very high; the pollen has not been investigated. Further crossing experiments with this hybrid have not been made.

#### 14. MALVA CRISPA $\times$ SILVESTRIS.

*M. crispa*  $\times$  *silvestris*. Stem and branches erect, both with scattered stellate and simple hairs, about 2 m. high. Leaves highly crisp, with angulate lobes (Fig. 26, 9, pag. 305). First flower developed upon the shooting of the stem. Epicalyx intermediate. Calyx resembling that of *M. crispa* (Fig. 10, 18, pag. 270), enclosing the fruit. Petals red violet, about 14 mm. long (Fig. 11, 18, pag. 272), 2.5—3 of the length of the calyx. Fruit-stalks as a rule very short, erect. Carpels hairy. »Pollen-fertility» about 90 %, sterility in ovules total, although sometimes a carpel swells. Early flowering, annual.

Two plants of this hybrid have been grown; the reciprocal cross has not been made. Vegetatively they are very vigorous. The height is only about 2 m., but the whole plant is more robust than the previous sterile hybrids. An idea of the vigour of the hybrid is given in fig. 32: the plant in the middle is *M. crispa*  $\times$  *silvestris*, and the tall plants on the sides are *M. pulchella*  $\times$  *silvestris*. The thickness of the stem is also seen in the photo. Another indication of the vigour is the rapid development of the plants. The plants flower almost as early as *M. crispa* in spite of the considerable stature.

The present hybrid would certainly be correctly named by a trained florist. The most significant characteristics are the crispness of the leaves (of about the same degree as in *M. crispa*), and the nature of the flowers. The flowers are red violet (of about the same shading as in *M. silvestris*). The length of the flowers is about the same as in *M. neglecta*, but the petals are much broader at the apex. A fact to be called attention to is the slight dominance of the *silvestris*-hairiness in this cross compared with the dominance of this character in the cross *M. neglecta*  $\times$  *silvestris*. The fruit-stalks, as a rule, are very

short, but sometimes longer petioles occur and, as it would seem, more frequently than in *M. crispa*  $\times$  *neglecta*.

The fertility seems to be very poor. About 20 back-crossings with *M. crispa* have been made, but without any result. When free flowering is allowed the carpels sometimes swell, but seeds were never found. However, the possibility of a very low degree of fertility is not quite excluded. The percentage of apparently well-developed pollen grains is still higher than in *M. crispa*  $\times$  *neglecta*, viz. 90 %. Only four back-crosses with *M. crispa* as female parent have been made. Seeds did not develop, and it is very probable, that this hybrid is quite as pollen sterile as the previous ones.

#### 15. *MALVA PULCHELLA* $\times$ *SILVESTRIS*.

*M. pulchella*  $\times$  *silvestris*. Stem and branches erect, both with scattered stellate and simple hairs, about 2,<sup>15</sup> m. high. Leaves with angulate lobes (Fig. 26, 10, pag. 305). First flower developed upon the shooting of the stem. Epicalyx intermediate. Calyx resembling that of *M. pulchella* (Fig. 10, 19, pag. 270), enclosing the fruit. Petals red violet, about 14 mm. long (Fig. 11, 19, pag. 272), 2,<sup>5</sup>—3 of the length of the calyx. Fruit-stalks, as a rule, very short, erect. Carpels hairy. »Pollen-fertility» about 90 %. Sterility in ovules total, although sometimes a carpel swells. Early flowering, annual.

Both reciprocal crosses have been made, but with different lines of *M. pulchella*. In the cross *M. silvestris*  $\times$  *pulchella* line I of *M. pulchella*, previously described, was used, and in the reciprocal cross *M. pulchella* line II has been used. The reciprocal crosses were identical. There is a slight difference as to the vigour of the plants, the latter being more slender. This is evidently inherited from *M. pulchella* II. Both hybrids are much more robust than either parent, but the difference as to vigour in the reciprocal crosses is very distinct. It is, indeed, almost more distinct than that between the parents. This fact is of great interest as it shows the enormous degree of dominance of *M. crispa*—*pulchella* over the more distantly related species of *Fasciculatæ*.

The most important characteristics distinguishing the hybrid from *M. pulchella* are the flowers, which are of the same size and colour as in the previous cross. It differs from *M. silvestris* as regards almost all other characteristics on account of the extensive dominance of *M. pulchella*. The hairiness of *M. silvestris* also in this cross shows the same, incomplete dominance as in the previous cross. Other charac-

teristics behave much the same as in the cross *M. crispa* × *silvestris*. Figs. 26, 9 and 10 illustrate the shape of the leaves, but not their size. The large leaves on the lower part of the stem had wilted when material for the photos was collected.

The fertility of this hybrid has not become the object of any closer investigation. The development of seeds, however, failed completely.

The morphological differences between *M. crispa*—*pulchella* and *M. silvestris* are very great. The genetical differences seem to be just as great. The relationship between these species is perhaps still more distant than between *M. crispa*—*pulchella*, and *M. neglecta* and *M. pusilla*.

The five sterile hybrids discussed above have not yet been found in nature. As regards the two last combinations a trained florist would no doubt be able to discover their hybrid nature.

The three additional hybrids would certainly have been overlooked if found in nature.

### III. SECTION BISMALVÆ D. C.

**Section Bismalvæ.** *The size of the flowers intermediate—large, solitary or, by reduction of the bracts, somewhat racemose or paniculate in the apex of the stem. Stem leaves with deep incisions, almost to the base of the blade.*

#### 1. DIAGNOSES OF SPECIES.

***M. moschata* L. var. *alba*.** *Stem and branches erect (Fig. 33, pag. 329), about 1½ m. high, with spreading simple hairs. Basal leaves with small incisions, higher up 5-parted with the incisions once- or twice-cleft (Fig. 9, 8, pag. 266). Epicalyx narrow lanceolate. Calyx triangular (Fig. 10, 20, pag. 270), enclosing the fruits. Petals white, 25—30 mm. long (Fig. 11, 20, pag. 272). Fruit-stalks 1—2 times the length of the calyx, erect or bent outwards. Sterile centre 38 % of the diameter of the fruit. Carpels about 15, hairy. Intermediate in earliness, perennial.*

The parent line of this species comes from the Lund Botanical Garden.

***M. Alcea* L.** *Stem and branches erect, 1—1½ m. high, with stellate hairs. Basal leaves deeply lobed, with shallow incisions, higher up 5-parted or 5-cleft, the lobes incised. Epicalyx ovate. Petals red, large. Carpels glabrous.*

The parent plant used in the crossing experiments was grown in



the Lund Botanical Garden and transplanted to the Åkarp Institute of Genetics. Unfortunately no selfed seeds were obtained the same year. The plant died during the winter, and the diagnosis is therefore less exhaustive.

## 2. *MALVA ALCEA* × *MOSCHATA*.

***M. Alcea* × *moschata*.** Stem and branches erect, about 1,5 m. high (Fig. 33, pag. 329), with spreading simple and short stellate hairs. Lower leaves with deeper incisions than in *M. moschata*, the upper resembling those of this species (Fig. 26, 11 and 12, pag. 305). Epicalyx of intermediate shape (Fig. 10, 21, pag. 270). Petals light red, 25—33 mm. long (Fig. 11, 21 and 22, pag. 272). Fruit-stalks 2—3 times the length of the calyx, erect or bent outwards. Carpels hairy on the upper side, otherwise glabrous. »Pollen-fertility» 15 %, ovules quite sterile, although in rare cases carpels swell. Intermediate in carliness, perennial.

The two reciprocal crosses have both been made. The uniformity is not quite as great as in the crosses previously discussed. Thus the variation of the leaves (see figs. 26, 11 and 26, 12) is rather great. This fact may partly be due to the modifiability of the highly heterophyllous leaves (the three leaves on each of figs. 26, 11 and 26, 12 come from one plant), partly to hereditary variation. The anthers usually open when the stigmas are developed, and therefore cross-pollination may occur. The two reciprocal crosses showed similar behaviour.

The most significant characteristics of the hybrid (besides the sterility) are the pubescence of the stem, involving both spreading simple and short, stellate hairs, and the shape of the epicalyx, which is about intermediate. Moreover, the carpels are hairy only on the upper side. The red flower colour of *M. Alcea* shows dominance in  $F_1$ . The colour is probably somewhat lighter than in this species. It is in any case somewhat lighter than the colour of the new line of *M. Alcea* grown in 1925.

The fertility of the ovules proved to be very poor. I have never found one single seed, although *M. moschata* grows side by side. Moreover, in 1924 more than 100 back-crosses were made with *M. moschata* without resulting in any seeds. The fruit always wilted, although now and then a carpel would swell. In these cases the fruit remained on the plant somewhat longer. A microscopical investigation of the pollen showed that only 15 % of the pollen grains were seemingly fertile; the rest was small, of varying size, and lighter. Crossings

between *M. moschata* as mother plant and the hybrid were made in 1924, although with no result. As the flowers of *M. moschata* this year suffered under a severe fungus-attack (*Fusarium?*) causing the falling off of the flowers the experiments were repeated in 1925 with the result, that a small portion of well-developed seeds was obtained. The few pollen grains classified as »good» have thus been found to be fertile in contrast to the pollen of the hybrid *M. crispa* × *neglecta*, which morphologically seemed to represent a fertility of about 80 %, while the crossing experiments proved it to be quite sterile.

The present hybrid was described already by URBAN (1880). It was found in Sweden in 1895 by WESTERGREN (1896). The hybrid plants investigated by him also represented crosses between *M. Alcea* and the white-flowering *M. moschata*; other varieties of the latter species were not growing in the neighbourhood. His description accords perfectly with the diagnosis given above with the exception that the fertility of the ovules was found to be about 5 %.

Although morphologically well-distinguished *M. Alcea* and *M. moschata* are generally believed to be rather closely related. The complete sterility of the ovules and the high pollen sterility seem to indicate a very distant genetical relationship. I think it appropriate, however, to postpone the estimation till more varieties of these species have been crossed and, above all, till the back-cross has been grown.

#### IV. DISCUSSION OF THE RESULTS.

In the discussion of the results of the different crossings the word relationship has often been used, but an allusion to its real meaning has not yet been made. Colloquially this expression means consanguinity; two individuals descend from one and the same ancestor. This type of ancestry should be called *phylogenetical* relationship. In the minds of the systematists relationship means similarity in essential characteristics; this type should be called *morphological* relationship. Similarity as to the genotypes should be called *genotypical* relationship; two types are isogenous in some degree. From an evolutionary point of view only the first type is of direct significance. The systematist, when speaking of relationship, usually mingles the phylogenetical relationship with the morphological and holds that similarities in morphological characteristics indicate common origin. It is a well-known fact, however, that in species crosses types often occur, which differ phenotypically from the parents to such a degree that they baffle every

attempt at explanation. In this case it is only a question of descendance through two generations. When it comes to long phylogenetical series the uncertainty will of course be still greater. Whether or not genotypical relationship gives a more correct indication of racial evolution than morphological relationship remains to be settled.

Before going further it becomes necessary to mention the principles used in the estimating of the genotypical relationship. If all characteristics showed discontinuous variation the factors would have been established without greater difficulty; the estimation would have been simple arithmetics. In *Malva*, however, discontinuous variation is but seldom met with; it is in most cases continuous. The only possible way out of the difficulties is to make a rough estimation of the factors involved in these segregations. In the cases, where the values of the parents have been reached in rather small generations and where no transgressions have been obtained, the genotypical differences between the parents have been considered rather small. Of course, the objection may be made that the absence of transgressions is due to too small a number of  $F_2$ -plants. In most cases, however,  $F_3$  has also been investigated, which increased the number of plants considerably. In these cases transgressions no doubt would result were it not for the lack of necessary factors. If the variation is intermediate, or great transgressions have been obtained, a greater number of factors has been assumed.

A comparison of the approximate magnitude of the genotypical differences between different species is rather easy with regard to single characteristics, for instance the size of the petals. Species, however, differ as a rule in several characteristics from one another, and a comparison of their genotypes becomes difficult. The bringing together of the variation of all characteristics in a table, illustrating the frequencies of all groups of combination, would be possible, but such a table would become unhandy. Moreover, it is not possible to investigate all characteristics in such a manner that the results are fit for tabulation. The conclusions drawn from this table would therefore be incorrect. Another method has been practiced. The generations have been examined with regard to the habitus of the segregates, and those plants which resembled either parent species have been grouped together. The genetical difference between the parents has been assumed to be rather small if such groups were obtained in relatively small  $F_2$ -generations. The parents, in such a case, have been assumed to be closely related to each other. It is true, segregates wholly identical

with the parents were but seldom met with. Segregates resembling the parent lines to such a degree that they had to be referred to these species have, however, been grouped with the parents. The individuals of a species are not isogenous, but belong to a number of different biotypes, as is emphasized by TURESSON (1922, 1925). Controls by means of measurements of a number of characteristics have also been made in most crosses. This method may have the disadvantage of relying too much upon subjective estimation. I think, however, that it is the only one practicable, and it has therefore also been used in my investigations of *Viola* and *Brassica*. A similar opinion with regard to the study of quantitative characteristics has been expressed by EAST (1921): »I believe that in such work as this the investigator who lives with his plants in the field, who uses all the quantitative data to his command, but who nevertheless brings to his aid all the somewhat intangible that intimate experience gives him, is able to come to a better realization of the truth than one who works over cold data obtained by others.»

The genetical qualifications to be set on a »good species» become of interest in this connection. What sort of behaviour, in other words, shall be shown in crosses between two prospective species? Of course, the sterility of the hybrid has to be examined. Parent types, which give distinctly sterile hybrids when crossed, should no doubt be considered »good species». On the other hand, the difficulties met with in the distinguishing of species become certainly insurmountable if types, which give distinctly fertile hybrids when crossed, are given specific rank. For the rest, species limits in this case must be drawn with the same degree of discrimination as in the case of species differentiation by means of morphological differences.

Before discussing the results of the crossings it might be expedient to recapitulate the genetics and the systematics of the genus *Malva*. The genus is divided into two sections, *Bismalvæ* and *Fasciculatæ*.

In *Bismalvæ* only two species have been investigated, viz. *M. Alcea* and *M. moschata*.  $F_1$  is totally sterile in the ovules and shows only very poor pollen fertility, which might indicate a distant genotypical relationship.

In *Fasciculatæ* the following crossings have been investigated:

1) *M. oxycloba*  $\times$  *parviflora*.  $F_1$  fertile, monohybrid segregation. These species are united into one, denominated *M. parviflora* on account of the priority of this name, and on account of the geographical distribution of this type. *M. oxycloba* is regarded as a *laciniata*-variety of

this species (in the following this collective species is referred to as *M. parviflora*).

2) *M. neglecta*  $\times$  *pusilla*.  $F_1$  slightly sterile. Segregation not very complicated. These species are well-distinguished, and they are regarded as near related to each other.

3) *M. neglecta*  $\times$  *parviflora*.  $F_1$  slightly sterile. Segregation intermediate and complicated, without noteworthy transgressions. These species are regarded well-distinguished, although rather closely related.

4) *M. parviflora*  $\times$  *pusilla*. Fertility of  $F_1$  not investigated. Segregation complicated, intermediate, without transgressions. These species are regarded well-distinguished, although rather closely related.

5) *M. neglecta*  $\times$  *silvestris*.  $F_1$  slightly sterile. Segregation intermediate, complicated, without noteworthy transgressions. These species are regarded well-distinguished, although rather closely related.

6) *M. crispa*  $\times$  *pulchella*.  $F_1$  fertile. Segregation monohybrid. These species are united into one, denominated *M. crispa* on account of the priority of this name, although it must be considered an absurdity to name a species after a cultivated monstrosity.

7) *M. crispa*  $\times$  *neglecta*.  $F_1$  highly sterile. Back-crosses resulting in an enormously great variation with many transgressions. Distantly related.

8) *M. crispa*  $\times$  *pusilla*.  $F_1$  highly sterile. Distantly related.

9) *M. crispa*  $\times$  *silvestris*.  $F_1$  totally sterile. Distantly related.

Before going any further it should be remarked that *M. parviflora*  $\times$  *silvestris* and *M. pusilla*  $\times$  *silvestris* have not yet been made. About 50 crossings have been made between *M. parviflora* and *M. crispa*, resulting in apparently well-developed fruits, but all the seeds proved to be empty; only the seed coat was normal. Crosses between these species seem impossible, as both varieties of *M. parviflora* and of *M. crispa* have been used.

A glance at the summary of the crossings recapitulated above — leaving out for the moment the monohybrid segregating crosses — gives at hand that the hybrids between *M. parviflora*, *M. pusilla*, *M. neglecta* and *M. silvestris* are highly fertile. They give all intermediate segregation, without noteworthy transgressions. The hybrids between these species and *M. crispa* are highly sterile (if at all possible), and the segregation is enormously complicated, with many transgressions.

On account of the results of the crossings set forth in the above I propose that the section *Fasciculatae* be divided into two sub-sections,

1) *Planocentræ*, including the species *M. parviflora*, *M. pusilla*, *M. neglecta* and *M. silvestris*, and 2) *Conocentræ* with *M. crispa* as the only representative among the species crossed.

The genotypical characteristics of these sub-sections have already been given. Sub-section *Planocentræ* is morphologically characterized by the nature of the calyx, which is open or only partly enclosing the fruits. The carpellary wall varies in thickness, and the carpels are firmly fixed to the flower-axis. The sterile centre of the fruit is plain (hence the name), or somewhat concave. *Conocentræ* is characterized by a calyx, which wholly encloses the fruit. The carpellary wall is very thin, and the carpels are very loosely fixed to the flower-axis. The sterile centre of the fruit is conical (hence the name). When still green the different character of the fruit is most distinct; when mature it becomes less distinct as the carpels are so loosely fixed, that the fruit comes apart already by a rather slight contact. The nature of the carpellary wall is less valuable as a character, as it is also rather thin in *M. neglecta*. It is therefore excluded in the survey of the *Malva*-species detailed below.

In the sub-section *Planocentræ* also *M. mauritiana* and *M. nicæensis* belong, in *Conocentræ* *M. verticillata*. These species were not grown until last summer; they were then crossed with other species of *Fasciculatæ*. In the survey they are put into a paranthesis.

The interrelation of the section *Bismalvæ* and *Fasciculatæ* has been investigated so far as the following crossings have been made: *M. moschata*  $\times$  *M. silvestris*, *M. moschata*  $\times$  *M. neglecta* and *M. moschata*  $\times$  *M. crispa*. The crossings between the two first mentioned species did not even result in any swelling of the carpels. In the crossings with *M. crispa* several seemingly well-developed fruits were obtained but the seeds were empty. Whether or not this fact has any significance as to the relationship between *Bismalvæ* and *Fasciculatæ* nothing can be said at present. Additional species of *Bismalvæ* shall be grown this year, and further crossings shall be made between species of these sections.

As to the survey of the systematics of the *Malva*-species hitherto investigated it should be said, that the lobation of the leaves is excluded as less appropriate; a deeply lobated type has been obtained in  $F_3$  of the cross *M. neglecta*  $\times$  *oxyloba*. The arrangement of the species within the sub-section *Planocentræ* brings out the relationship of the species. The cause of placing *M. pusilla* between *M. neglecta* and *M. parviflora* lies mainly in the fact that crosses between *M. pusilla* and *M. crispa*

are easily obtained, while crosses between *M. crispa* and *M. parviflora* always are unsuccessful. The section *Bismalvæ* has not been divided up as the species of this section so far have been studied rather superficially.

In addition to the morphological characteristics distinguishing *Bismalvæ* and *Fasciculatæ* two physiological characters might be mentioned. Species belonging to *Fasciculatæ* are very susceptible to attacks of *Malva*-rust and *Aphides*, while the species belonging to *Bismalvæ* are quite immune, at least as far as I have been able to ascertain.

A survey of the *Malva*-species hitherto investigated is given in the following:

- I. SECTION FASCICULATÆ D. C. Flowers of middle size—small, fascicled in the leaf axils.
  - A. Sub-section *Planocentræ*. Calyx open or partly enclosing the fruits. Carpels firmly fixed to the flower-axis. Sterile centre almost plain or somewhat concave.
    - 1) a. *M. parviflora* L.  
b. *M. parviflora* var. *oxyloba* (BOISS.).
    - 2) *M. pusilla* WITHER.
    - 3) *M. neglecta* WALLR.
    - 4) *M. silvestris* L.
    - (5. *M. nicæensis* ALL.)
    - (6. *M. mauritiana* L.)
  - B. Sub-section *Conocentræ*. Calyx enclosing the fruits. Carpels loosely fixed to the flower-axis. Sterile centre conical.
    - 1) a. *M. crispa* L.  
b. *M. crispa* var. *pulchella* (BERNHARD).
    - (2. *M. verticillata* L.)
- II. SECTION BISMALVÆ D. C. Flowers of middle size—large, solitary or by the reduction of the bracts somewhat racemose or paniculate in the apex of the stem.
  - 1) *M. Alcea* L.
  - 2) *M. moschata* L.

During the first years after the re-discovering of the Mendelian laws eventual differences between the behaviour of species and variety crosses were lively discussed. DE VRIES (1903) advanced the hypothesis that in species crosses only the varietal characteristics were inherited according to Mendel's law; the real species characteristics were con-

stant. The hypothesis became subsequently disproved by numerous investigators. During the last years the same opinion has once more been asserted; now irregularities in the chromosome distribution have been assumed to cause the differences.

It may therefore be of some interest to investigate whether such differences were obtained in *Malva*. A glance at the summary of the types of segregation in section *Fasciculatae* shows that they are rather different. We have monohybrid segregations in *M. oxyloba*—*parviflora* and in *M. crispa*—*pulchella* (in reality variety crosses); but slightly complicated, intermediate segregations, where the parents are regained in rather small  $F_2$ - and  $F_3$ -generations, in *M. neglecta*  $\times$  *pusilla*; complicated, intermediate segregations without obtaining the parents in the crosses *M. neglecta*  $\times$  *parviflora* and *M. parviflora*  $\times$  *pusilla*; and a very complicated segregation with many transgressions in the back-cross *M. (crispa*  $\times$  *neglecta*)  $\times$  *neglecta*. Still another type of segregation, found in certain variety crosses, has been investigated, but it is not detailed here. This type is about intermediate between the monohybrid type and the type represented by *M. neglecta*  $\times$  *pusilla*. As pointed out in the description of the crosses all characteristics showed segregation according to the Mendelian law. These crosses show thus a series from the most simple to the most complicated types of segregation, and the only difference between species and variety crosses is the complexity of the species segregations, as is to be expected.

Numerous investigators have obtained similar results. For details reference should be made to RASMUSON's paper on *Godetia* (1921), where the literature upon the subject is collected.

However, it would seem as the behaviour of species crosses between parents with different number of chromosomes would be another. This is at least the case in wheats, according to investigations by SAX (1923), KIHARA (1924), and WATKINS (1924, 1925). The chromosome number in the *Emmer*-group, for instance, is 14, that of the *Vulgare*-group 21. The fertility in  $F_1$  is much reduced, and in  $F_2$  segregation occurs as to chromosome number as well as to morphological (and physiological) characteristics. Plants with a chromosome number approaching that of the parents are fertile, and plants with intermediate number are more or less sterile. Plants with 14 chromosomes resemble morphologically the *Emmer*-wheats, those with 21 the *Vulgare*-wheats. A correlation is thus at hand between the type of segregate and the fertility; the intermediates are less fertile than those of the parent types. Such a behaviour has not been observed in *Malva*. According to Dr.



HÅKANSSON, who works on the cytology of my *Malva*-material, the chromosomes in *Malva* are very small, adhere closely and are almost impossible to count. However, the chromosome number seems to be different in different species. A correlation between sterility and intermediate characteristics and between fertility and parental characteristics, as found in the above mentioned wheats, has not been observed in *Malva*. Moreover, sterility in  $F_1$  is not always correlated with different chromosome number of the parents. Miss LJUNGDAHL (1924) made crosses between *Papaver nudicaule* (7 chromosomes) and *P. radicum* (35 chromosomes). The hybrid was highly sterile. The  $F_1$ -generation of the cross *P. nudicaule* (7 chromosomes)  $\times$  *nudicaule* var. *striato-carpum* (35 chromosomes) »besitzt dagegen eine verhältnismässig hohen Fertilitätsgrad«. It must therefore be assumed that it is not the chromosome number itself but the quality of the chromosomes (= the factors) that determine sterility and fertility.

A great number of investigations of the behaviour of the chromosomes in species hybrids has been made. In most cases the work is restricted to purely cytological studies. An account of the cytological results is given by TISCHLER (1925) in *Bibliographia Genetica*. In a number of crosses, however, a combined study of genetics and cytology has been made. In addition to the works on wheat, already referred to, the following should be mentioned: *Crepis* by BABCOCK, COLLINS and MANN (1923), *Cochlearia* by CRANE and GAIRDNER (1923), *Epilobium*, see LEHMANN (1925), *Nicotiana* by MALLOCH (1924), CLAUSEN and GOODSPEED (1923), and EAST (1921), *Viola* by J. CLAUSEN (1921, 1922, 1924).

A lively discussion as to the possibilities of giving adequate circumscriptions to the species has kept on from the time of LINNÆUS to the present. However, the difficulties in the making up of the differences in opinion seem very great. This is the more to be regretted as the species, in the Linnean sense, probably represent real units in nature.

Morphological characteristics are in most cases the only available data when efforts are made to reach a natural circumscription of species. However, crossings ought to be made as extensively as possible; if the hybrid is more or less sterile and if the segregation is complicated the species value of the types investigated may be regarded satisfactorily ascertained. An investigation of the ecotypes will also prove to be of very great value (as shown here in the case of *M. neglecta* and *M. pusilla*). A cytological examination of the material will also be of considerable value. A distinguishing of species among morphologi-

cally closely related types solely on account of differences in chromosome number, however, seems to be a somewhat hasty procedure.

Genetics has so far only to a very small degree contributed to systematical classification. As examples of works, at least partly planned with this intention in mind, the above cited works on *wheats* (see also KAJANUS 1923) might be mentioned, and, further, works on *Crepis*, *Cochlearia*, *Epilobium*, *Triticum*, and *Viola*. The investigations of *Linum* by TAMMES (1923), *Camelina* by TEDIN (1925) and my own work on *Brassica* and *Viola* should also be mentioned. Occasionally systematical conclusions have been drawn from genetical studies, so by BAUR (1924) as to the systematical position of *Antirrhinum siculum*, and by DAHLGREN (1924 a, b) in *Polemonium*- and *Geum*-crosses, where hypothetical species showed monohybrid segregation.

The above results of the crossing experiments in *Malva* are not definite. Most of the species in *Fasciculatae* have been investigated, but many problems remain. In *Bismalvae* the majority of the species has not yet been studied, and it is therefore my intention to continue the experiments.

## V. SUMMARY.

1. The following species have been investigated:

**A. Section Fasciculatae:** 1. *M. parviflora*, 2. *M. oxyloba*, 3. *M. neglecta*, 4. *M. silvestris*, 5. *M. crispa*, 6. *M. pulchella*.

**B. Section Bismalvae:** 1. *M. Alcea*, 2. *M. moschata*.

2. The following hybrids have been investigated: 1) *M. oxyloba* × *parviflora*, 2) *M. neglecta* × *pusilla*, 3) *M. neglecta* × *oxyloba*, 4) *M. neglecta* × *parviflora*, 5) *M. oxyloba* × *pusilla*, 6) *M. parviflora* × *pusilla*, 7) *M. neglecta* × *silvestris*, 8) *M. crispa* × *pulchella*, 9) *M. crispa* × *neglecta*, 10) *M. neglecta* × *pulchella*, 11) *M. pulchella* × *pusilla*, 12) *M. crispa* × *silvestris*, 13) *M. pulchella* × *silvestris*, 14) *M. Alcea* × *moschata*.
3. *M. oxyloba* × *parviflora* shows monohybrid segregation with dominance of *M. oxyloba*. These species are united into one, *M. parviflora*. In the following the crosses with *M. oxyloba* and *M. parviflora* are referred to as *M. parviflora*-crosses.
4. *M. neglecta* × *pusilla*:  $F_1$  is intermediate with a slight decrease in fertility. The segregation in  $F_2$  is rather uncomplicated and intermediate; the parent species are regained in  $F_2$  and  $F_3$ .

5. *M. neglecta*  $\times$  *parviflora*:  $F_1$  is intermediate and slightly sterile.  $F_2$  shows complicated, intermediate segregation; the parent species are not regained.
6. *M. parviflora*  $\times$  *pusilla*:  $F_1$  is intermediate. Sterility not investigated.  $F_2$  shows complicated, intermediate segregation; the parent species are not regained.
7. *M. neglecta*  $\times$  *silvestris*:  $F_1$  resembles *M. silvestris* rather much, and is slightly sterile.  $F_2$  shows complicated, intermediate segregation; the parent species are not regained.
8. *M. crispa*  $\times$  *pulchella* shows monohybrid segregation, with dominance of *M. crispa*. These species are therefore united into one, denominated *M. crispa*. In the following the crosses with both these types are referred to as *M. crispa*-crosses.
9. *M. crispa*  $\times$  *neglecta*:  $F_1$  resembles *M. crispa* to a very high degree; it is completely pollen sterile, although about 80 % pollen seem to be well-developed; fertility in ovules about 1 %. The back-crosses with *M. neglecta* and with *M. crispa* var. *pulchella* show very complicated segregation with numerous transgressions.
10. *M. crispa* var. *pulchella*  $\times$  *pusilla*:  $F_1$  very sterile, resembling *M. pulchella* to a very high degree.
11. *M. crispa*  $\times$  *silvestris*: Vegetatively the hybrid resembles very much *M. crispa*; the flowers are larger and red violet, as in *M. silvestris*. Sterile.
12. On account of the behaviour of the crosses, as well as on account of differing morphological characteristics, the section *Fasciculata* is divided into two sub-sections:
  - A. *Planocentræ* with the following species: 1 a) *M. parviflora*, 1 b) *M. parviflora* var. *oxyloba*, 2) *M. pusilla*, 3) *M. neglecta*, 4) *M. silvestris*.
  - B. *Conocentræ* with: 1 a) *M. crispa*, 1 b) *M. crispa* var. *pulchella*.
13. *M. Alcea*  $\times$  *moschata*:  $F_1$  corresponds with the diagnosis given in the floristic handbooks. Quite sterile in ovules, and slightly pollen fertile.
14. The following factors have been found:
  - 1) The raised margin of *M. pusilla* is due to two factors, A and B, each giving cause to a slight swelling. Factor F, in addition to A and B, causes a raised margin of the same marked type as that found in *M. parviflora*.

- 2) The segregation of the leaves of *oxyloba*-type is due to factor *O*, which has pleiotropical effect; the sepals become sharply pointed and the stem lower and thinner; *o* causes crenation. Another factor, *D*, gives rise to dissected leaves; the *dd*-leaves are crenate.
- 3) The crispness of the leaves is caused by factor *C*.
- 4) Factor *E* gives rise to the development of flowers already in the rosette-stage, and *e* postpones the flowering till the shooting of the stem.
- 5) *R* is a ground factor for flower-colour and causes red colour. *V*, in addition to *R*, causes violet colour.
15. The following characteristics show continuous, multi-factorial segregation in  $F_2$ : 1) Size of flowers, 2) Size of the sterile centre of the fruit in % of the diameter of the fruit, 3) Number of carpels, 4) Length of fruit-stalks, 5) Earliness, 6) Fertility. A number of other characteristics show also continuous segregation, but measurements have not been made in these cases.
16. In the pure line of *M. oxyloba* a mutation has been found representing a sector of *parviflora*-type. The descendants of the plants showed at the same time this sector to be a periclinal chimæra.
17. Another mutation, resulting in the occurrence of dissected leaf type, is assumed to have taken place in the cross *M. neglecta*  $\times$  *oxyloba*.
18. In the discussion of the results (pp. 343—345) an account is given of the relationship between the different species dealt with.

#### LITERATURE CITED.

1. BABCOCK, E. B., COLLINS, J. L. and MANN, M. 1923. Progress in *Crepis* investigations. *Studia Mendeliana*. Brunæ.
2. BATESON, W. 1916. Root cuttings, chimæras and «sports». *Journ. of Gen.* 6.
3. — 1921. Root cuttings and chimæras II. *Journ. of Gen.* 11.
4. — 1923. Note on the nature of plant-chimæras. *Studia Mendeliana*. Brunæ.
5. BAUR, E. 1924. Untersuchungen über das Wesen, die Entstehung und die Vererbung von Rassenunterschieden bei *Antirrhinum majus*. *Bibl. Gen.* Leipzig.
6. BOISSIER, E. 1867. *Flora orientalis* I. Genève.
7. CLAUSEN, J. 1921. Studies on the collective species *Viola tricolor*. L. *Bot. Tidsskr.* 37.
8. — 1922. Studies on the collective species *Viola tricolor*. II. *Ibid.* 37.
9. — 1924. Increase of chromosome numbers in *Viola* experimentally induced by crossing. *Hereditas* V.
10. CLAUSEN, R. E. and GOODSPEED, T. H. 1923. Inheritance in *Nicotiana Tabacum*. III. The occurrence of two natural periclinal chimæras. *Genetics*, 8.

11. CRANE, M. B. and GAIRDNER, A. E. 1923. Species-crosses in *Cochlearia*, with a preliminary account of their cytology. Journ. of Gen.
12. DALHGREN, O. 1924 a. Vererbungsversuche mit *Polemonium caeruleum*. Hereditas V: 1.
13. — 1924 b. Kreuzungskleinigkeiten. Hereditas V: 2.
14. DORSEY, M. J. 1915. Pollen sterility in grapes. Journ. Hered. 6.
15. EAST, E. M. 1921. A study of partial sterility in certain hybrids. Genetics 6.
16. HEDLUND, T. 1907. Om artbildning ur bastarder. Bot. Notiser.
17. HERIBERT-NILSSON, N. 1912. Die Variabilität der *Oenothera Lamarckiana* und das Problem der Mutation. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb.-lehre.
18. KAJANUS, B. 1923. Genetische Untersuchungen an Weizen. Bibl. Gen. Bd. 5. Leipzig.
19. KIHARA, H. 1924. Cytologische und genetische Studien bei wichtigen Getreidearten mit besonderer Rücksicht auf das Verhalten der Chromosomen und die Sterilität der Bastarden. Mem. Coll. Sci. Kyoto Imp. Univ.
20. KRISTOFFERSON, K. B. 1923 a. Monohybrid segregation in *Malva* Species. Hereditas IV.
21. — 1923 b. Crossings in *Melanium* Violets. Hereditas IV.
22. — 1924. Contributions to the genetics of *Brassica oleracea*. Hereditas V.
23. LEHMANN, E. 1925. Die Gattung *Epilobium*. Bibliogr. Genetica. 's-Gravenhage.
24. LINNÆUS, C. 1753. Species Plantarum. Holmiæ.
25. LJUNGBAHL, H. 1924. Über die Herkunft der in der Meiosis konjugierende Chromosomen bei *Papaver*-hybriden. Svensk Bot. Tidskr.
26. MALLOCH, W. S. and MALLOCH, F. W. 1924. Species crosses in *Nicotiana*, with particular reference to *N. longifolia*  $\times$  *N. Sanderæ*, *N. tabacum*  $\times$  *N. glauca*. Genetics 9.
27. NEUMAN, L. M. och AHLFVENGREN, FR. 1901. Sveriges Flora. Lund.
28. NILSSON-EHLE, H. 1909. Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen. Lunds Univ. Årsskrift.
29. RASMUSON, H. 1921. Beiträge zu einer genetischen Analyse zweier *Godetia*-Arten und ihrer Bastarde. Hereditas II.
30. ROSEN, F. 1911. Die Entwicklung der elementaren Arten bei *Erophila verna*. Beitr. Biol. der Pflanzen.
31. — 1924. Das Problem der *Erophila verna*. Bibliogr. Gen. 's-Gravenhage.
32. ROUY, G. 1897. Flore de France; Paris.
33. SAX, K. 1922. Sterility in wheat hybrids II. Chromosome behaviour in partially sterile hybrids. Genetics 7.
34. — 1923. The relation between chromosome number and morphological characters in wheat hybrids. Anat. Record. Vol. 24.
35. TAMMES, T. 1923. Das genotypische Verhältnis zwischen den wilden *Linum angustifolium* und den Kulturleinen, *Linum usitatissimum*. Genetica.
36. TEDIN, O. 1925. Vererbung, Variation und Systematik in der Gattung *Camelina*. Hereditas VI.
37. TISCHLER, G. 1925. Die zytologischen Verhältnisse bei pflanzlichen Bastarden. Bibliogr. Gen. 's-Gravenhage.
38. TURESSON, G. 1922. The genotypical response of the plant species to the habitat. Hereditas III.
39. — 1925. The plant species in relation to habitat and climate. Hereditas VI.

40. URBAN, I. 1880. Zwei neuen *Malvaceen*-Bastarde, Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg.
41. DE VRIES, H. 1903. Die Mutationstheorie II. Leipzig.
42. WATKINS, A. E. 1924. Genetic and cytological studies in Wheat I. Journ. of Gen.
43. — 1925. Genetic and cytological studies in Wheat II. Journ. of Gen.
44. WESTERGREN, T. 1896. Om *Malva Alcea* L.  $\times$  *moschata* L. och dess förekomst i Sverige. Bot. Not.
45. ÅKERMAN, Å. 1920. Speltlike bud-sports in common wheat. Hereditas I: 1.

## TABLE OF CONTENTS.

Species crossings in <i>Malva</i> .....	pag. 233
I. Material and methods .....	234
II. Section Fasciculatæ D. C. ....	238
1. Diagnoses of species, I. ( <i>M. parviflora</i> , <i>M. oxyloba</i> , <i>M. pusilla</i> , <i>M. neglecta</i> , <i>M. silvestris</i> ) .....	238
2. <i>Malva oxyloba</i> $\times$ <i>parviflora</i> ...	241
a. The $F_2$ - and $F_3$ -generations .....	241
b. Pleiotropism of the <i>oxyloba</i> -factor .....	246
c. The genetics of a chimæra in <i>M. oxyloba</i> ..	250
d. The systematical classification of <i>M. parviflora</i> and <i>M. oxyloba</i> ..	254
3. <i>Malva neglecta</i> $\times$ <i>pusilla</i> .....	256
a. The $F_2$ - and $F_3$ -generations .....	258
b. The systematical classification of <i>M. neglecta</i> and <i>M. pusilla</i> ..	269
4. <i>Malva neglecta</i> $\times$ <i>oxyloba</i> .....	273
a. The $F_2$ - and $F_3$ -generations .....	275
b. Notes on an aberrant leaf-type in $F_3$ ..	294
c. The relationship of <i>M. neglecta</i> and <i>M. oxyloba</i> ..	298
5. <i>Malva neglecta</i> $\times$ <i>parviflora</i> .....	299
a. The $F_2$ - and $F_3$ -generations .....	301
b. The relationship of <i>M. neglecta</i> and <i>M. parviflora</i> ..	304
6. <i>Malva oxyloba</i> $\times$ <i>pusilla</i> .....	304
a. The $F_2$ - and $F_3$ -generations .....	306
7. <i>Malva parviflora</i> $\times$ <i>pusilla</i> .....	310
a. The $F_2$ -generation .....	311
b. The relationship of <i>M. pusilla</i> , <i>M. oxyloba</i> and <i>M. parviflora</i> ..	312
8. <i>Malva neglecta</i> $\times$ <i>silvestris</i> .....	313
a. The $F_2$ -generation .....	314
b. The relationship of <i>M. neglecta</i> and <i>M. silvestris</i> ..	319
9. Diagnoses of species, II. ( <i>M. crispa</i> , <i>M. pulchella</i> ) .....	321
10. <i>Malva crispa</i> $\times$ <i>pulchella</i> .....	322
a. The $F_2$ - and $F_3$ -generations .....	322
b. The systematical classification of <i>M. crispa</i> and <i>M. pulchella</i> ..	330

11. <i>Malva crispa</i> × <i>neglecta</i> .....	pag. 331
a. <i>M. (crispa</i> × <i>neglecta)</i> × <i>neglecta</i> .....	» 333
12. <i>Malva neglecta</i> × <i>pulchella</i> .....	» 335
a. <i>M. (neglecta</i> × <i>pulchella)</i> × <i>pulchella</i> .....	» 336
13. <i>Malva pulchella</i> × <i>pusilla</i> .....	» 336
14. <i>Malva crispa</i> × <i>silvestris</i> .....	» 337
15. <i>Malva pulchella</i> × <i>silvestris</i> .....	» 338
III. Section Bismalvæ D. C. ....	» 339
1. Diagnoses of species. ( <i>M. Alcea</i> , <i>M. moschata</i> ) .	» 339
2. <i>Malva Alcea</i> × <i>moschata</i> .....	» 340
IV. Discussion of the results .....	» 341
V. Summary .....	» 349
Literature cited .....	» 351

# ZUR VERERBUNG IN DER GATTUNG CAMELINA

## EINE ANTWORT

VON W. CHRISTIE UND CHR. WRIEDT

HJELUM UND SKI, NORWEGEN

**O**LOF TEDIN hat in seiner *Camelina*-Arbeit (TEDIN, 1925, S. 283) unsere Untersuchung über Vererbung der Schnabellänge bei Tauben (CHRISTIE und WRIEDT, 1923, S. 285) auf eine Weise benützt, die eine Antwort von unserer Seite erheischt.

Unsere Untersuchungen ergaben folgendes Resultat:

TABELLE 1.

	Anzahl Nachkommen mit Schnabellänge in mm.								Mittlere Schna- bellänge d. Nach- zucht	Summe Nach- kommen
	17	18	19	20	21	22	23	24		
Eltern- { kurzschnäbelig.. .....	1	7	1	1	—	—	—	—	18,2	10
typen { mittellangschnäbelig .....	—	—	—	1	4	52	28	3	22,3	88
$F_1$ .....	—	6	7	17	24	8	—	—	20,3	62
$F_2$ .....	—	8	11	15	17	8	—	—	20,1	59
$F_1 \times$ kurzschnäbelig .....	1	24	18	14	1	—	—	—	18,8	58
$F_1 \times$ mittellangschnäbelig .....	—	1	3	5	16	25	3	—	21,3	53

TEDIN führt unsere Resultate von  $F_2$  an und sagt, dass wir »daraus den Schluss ziehen, dass hier monohybride Spaltung vorliegt . . .« Dies ist nicht der Fall. Wie aus unserem Text deutlich hervorgeht, sind unsere Schlüsse auf Grundlage der Rückkreuzungen nach beiden Elterntypen gezogen, die TEDIN nur sehr flüchtig berührt. Es muss klar sein, dass den insgesamt 111 Nachzuchtindividuen von den Rückkreuzungen ein ganz anderes Gewicht beigelegt werden muss als den 59  $F_2$ -Individuen.

Wir haben angenommen, dass der untersuchte Unterschied in der Schnabellänge auf einem einzelnen Faktor beruht und dass sich nebenbei wahrscheinlich ein oder mehrere modifizierende Faktoren geltend



machen. TEDIN legt die Spaltung als eine mehrfaktorielle aus und führt zur Stütze dafür an, dass die Klassen 17, 23 und 24 in  $F_2$  nicht erschienen sind. In den Rückkreuzungen haben wir inzwischen sowohl die Klasse 17 als auch die Klasse 23 erhalten. Was die Klasse 24 betrifft, ist sie in unserem veröffentlichten Reinzuchtmaterial für mittellangen Schnabel durch 3 Individuen vertreten. Spätere noch nicht veröffentlichte Daten haben unter 111 Individuen kein einziges mit dieser Schnabellänge gegeben, die also nur bei 3 von 199 Individuen nachgewiesen ist. Da, wie in unseren Tabellen deutlich angeführt ist, keines der 3 Individuen mit 24 mm Schnabellänge benützt ist, kommt es uns vor, also ob TEDIN uns verzeihen sollte, dass wir diese Klasse nicht ausgespaltet erhielten.

TEDIN's Gedankfolge führt dazu, dass man soweit möglich alle  $F_2$ - und Rückkreuzungsindividuen prüfen soll, um sie mit Sicherheit klassifizieren zu können. Dies ist wohl richtig, aber die Methode ist mit Vertebratmaterial leider ganz undurchführbar. In dem vorliegenden Falle erscheint uns die Spaltung in beiden Rückkreuzungen so klar zu sein, dass die auf ihrer Grundlage von uns gezogenen Schlüsse voll berechtigt sind.

#### ZITIERTE LITERATUR.

1. CHRISTIE, W. und WRIEDT, CHR. 1923. Die Vererbung von Zeichnungen, Farben und anderen Charakteren bei Tauben. Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererb.-Lehre XXXII.
  2. TEDIN, O. 1925. Vererbung, Variation und Systematik in der Gattung *Camelina*. Hereditas VI.
-





**HEREDITAS**



**Indian Agricultural Research Institute (Pusa)**  
LIBRARY, NEW DELHI-110012

**This book can be issued on or before.....**

Return Date	Return Date